Zytologische Untersuchungen über die Haploidgeneration der Apocynaceen

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
genehmigt von der Mathem.-naturw. Fakultät
der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

Horst Müller

aus Görlitz

Tag der mündlichen Prüfung: 25. November 1936
Tag der Promotion: 22. Februar 1937

Jena 1936

Universitäts-Buchdruckerei Gustav Neuenhahn, Jena

806

Referenten: Prof. Dr. Schürhoff
Prof. Dr. Diels.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Meinen lieben Eltern!

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41535702_0135

Einleitung.

Im Verhältnis zu der Größe der Familie der Apocynaceen ist auf dem Gebiet der Zytologie so gut wie noch nichts bekannt. Wohl sind hier und da einzelne Vertreter untersucht worden, insbesondere wenn es sich darum handelte, Vergleiche mit der nahe verwandten Familie der Asclepiadaceen oder der ganzen Reihe der Contortae zu ziehen. Es lassen aber alle diese Untersuchungen, die letzten Endes nur Teilergebnisse darstellen, keinen systematischen Schluß zu. In der vorliegenden Arbeit soll daher auf Grund der Haploidgeneration ein derartiger Schritt gewagt werden. In mehreren Arbeiten auf diesem Gebiet ist schon darauf hingewiesen worden, daß die Bedeutung der Haploidgeneration für die Systematik immer mehr an Boden gewinnt. Gewiß ist sicher, daß sie nicht immer ausschlaggebend ist. Jedoch kann sie vielfach klärend wirken. *Engler (1924)* schreibt über ihre Verwertbarkeit: „Bisher hat man bei der systematischen Anordnung der siphanogamen Embryophyten im wesentlichen nur die embryonale und diploide Generation oder Phase, die kormophytische, Blüten und Früchte tragende Pflanzen, die bis zur Erzeugung der Mikrosporen oder Pollenzellen und der Megasporen bzw. der Embryosäcke immer nur somatische Zellen mit der doppelten Zahl der Chromosomen bildet, berücksichtigt; auf die proembryonale oder haploide Generation oder Phase, das thalloidische, männliche oder weibliche Zellen mit einfacher Chromosomenzahl erzeugende Gebilde, hat man weniger Rücksicht genommen, obwohl anzunehmen war, daß bei dieser Phase durch klimatische Einflüsse weniger Änderungen hervorgerufen werden, als bei der mehr exponierten diploiden Generation. Es liegt dies daran, daß von der diploiden Generation leicht eine größere Anzahl Arten einer Familie ohne große Vorbereitung untersucht werden kann, während für die Untersuchungen der haploiden Generation, besonders der in der Samenanlage versteckten weiblichen, umständliche Manipulationen notwendig sind.“ Oder an anderer Stelle: „Mancherlei Verbesserungen bisheriger Anschauungen dürften sich aus weiterer Berücksichtigung der Haploidgeneration ergeben.“ *Schürhoff (1926)* sagt in seinem Werk „Zytologie der Blütenpflanzen“: Die Haploidgeneration ist von der Umwelt bei weitem weniger beeinflußt und kann daher ihren Typus viel besser erhalten. Die Ent-

wicklung derselben variiert viel weniger bei den einzelnen Arten einer Familie als bei der Diploidgeneration. Der Charakter einer Familie läßt sich schon nach Untersuchungen einiger weniger Vertreter trotz vereinzelt auftretender Variationen gut festlegen.

Eine Anzahl wichtiger Progressionen — das kann ich hier vorwegnehmen — konnte natürlich bei einer so hochentwickelten Familie gefunden werden, so in der männlichen Haploidgeneration die Dreikernigkeit der Pollenkörner, der simultane Tetradenteilungstypus und in der weiblichen das nukleare Endosperm, was später noch näher zu erläutern sein wird. Ich konnte aber auch niedriger zu bewertende Stufen der Entwicklung feststellen. Daraus ersieht man, daß die Familie noch in steter Entwicklung begriffen ist, im Gegensatz zu anderen Pflanzengruppen, die mehr oder weniger alle von uns als höchste Entwicklungsstufe oder letzte Progression erkannte Eigenschaften besitzen.

Bevor ich zu der Einzelbesprechung der von mir untersuchten Pflanzen übergehe, möchte ich erst auf die bis jetzt vorliegenden Untersuchungen eingehen:

Bei der männlichen Haploidgeneration, mit der ich zunächst beginnen will, sind die Angaben sehr spärlich. Zum Teil sind sie auch recht ungenau und bedurften deshalb einer Nachprüfung. So zum Beispiel bei der Feststellung der Tetradenteilung. Hier ist eine Untersuchung von *Frye* und *Blodgett (1904)* bei Apocynum androsaemifolium durchgeführt worden. Auf Tafel II, Botanical Gazette 40/1905 Figur 8 wird eine sukzedane Teilungsfigur abgebildet. Im Text aber heißt es: „Division of the two daugther cells is simultaneous or nearly so (Fig. 8) and almost so in all the daugther cells of a sporangium." Was dieser Widerspruch bedeutet, kann man nicht recht klären. Eine andere Untersuchung von *Täckholm* und *Söderberg (1918)* ergab bei Vinca minor, daß die Tetradenteilung wahrscheinlich simultan ist. Auf Grund meiner Untersuchungen kann ich an dieser Stelle schon darauf hinweisen, daß sie sukzedan ist. Angaben über haploide Chromosomenzahlen finden wir bei *Finn (1928)* in seiner Arbeit über Spermazellen bei Vinca minor und Vinca herbacea. Es heißt da: „Im Stadium der Kernplatte zähle ich gewöhnlich 23 Chromosomen; diese Anzahl ist für den haploiden Kern bei Vinca minor (Figur 4) und Vinca herbacea typisch. Die Chromosomen haben hier das Aussehen kurzer leicht gebogener Stäbchen." Weiter wird in dieser Arbeit von einer Existenz der Spermazellen bei den Apocynaceen gesprochen. Finn kommt dabei zu folgendem Schluß: „Folglich beweisen die bis jetzt ausgeführten Untersuchungen, daß die Existenz der Spermazellen, die ihr eigenes

Zytoplasma nach ihrer Bildung bewahren, ein Merkmal ist, das nicht nur der Familie Asclepiadaceae, sondern auch Apocynaceae eigentümlich ist. Weitere Forschungen werden beweisen, ob das erwähnte Merkmal sich auch auf die ganze Reihe Contortae erstreckt.“ *Sugiura (1931)* gibt in seiner Zusammenstellung „A list of Chromosome numbers by Angiosperm plants“ nur diploide Chromosomenzahlen, und zwar von Lochnera rosea und Nerium odorum an. In Tischlers Tabulae biologicae T IV, Chromosomenzahlen für Angiospermen, wird für die Apocynaceen nichts angegeben. *Strasburger (1884 a)* stellte bei Vinca major, nicht wie bei *Schürhoff (1926)* und *Schnarf (1931)* angegeben wird bei Vinca minor, zweikernige, bei Amsonia salicifolia dreikernige Pollenkörner fest. Es heißt da: „Bei Vinca major färben sich die Zellkerne des Pollenkorns mit Jodgrünessigsäure nicht und sind auch mit Pikrocarmin nicht nachzuweisen, da letzteres die ganzen Inhaltsmassen des Pollenkorns stark tingiert. Am besten kommt man noch mit der Jodgrünessigsäure zum Ziele, wenn man die durch kurzes Liegen in derselben bereits fixierten Pollenkörner zerdrückt, wobei sie sich zum Teil entleeren, während die Zellkerne in ihrem Innern zurückbleiben. Man kann sich alsdann überzeugen, daß ein kleinerer, spindelförmiger generativer und ein größerer, rundlicher feinkörniger vegetativer Zellkern im Pollenkorn vorhanden sind. Daß diese Zellkerne wirklich nicht schwinden, zeigt die Kultur der Pollenkörner, wo alsdann in den Pollenschläuchen beide Zellkerne mit Sicherheit sich auffinden lassen. Bei Amsonia salicifolia sind mit Pikrocarmin zwei kleine, meist mit einem oder zwei Kernkörperchen versehene generative und ein größerer mit größerem Kernkörperchen versehener vegetativer Zellkern ohne zu große Schwierigkeiten nachzuweisen.“ Damit finden die Angaben über den männlichen Haplonten in der zytologischen Literatur ihren Abschluß. Ist es schon hier unmöglich, ein klares Übersichtsbild zu bekommen, so noch viel weniger von den Beobachtungen über die weibliche Haploidgeneration, die ich im folgenden wiedergeben möchte.

Guignard (1917 a) stellte zunächst neben normaler Abgrenzung von Nuzellus und Integument besonders bei Apocynum-Arten fest, daß beide völlig miteinander verwachsen sind und daß in diesem Fall auch der Nuzellus über der Archesporzelle nur eine Kappe bildet und nicht rings um ihn herumläuft. Weiter wird hier in den meisten Fällen das Vorhandensein einer primären Archesporzelle angegeben, die direkt ohne Abgabe einer Deckzelle zur Embryosackmutterzelle wird. Eine Ausnahme bildet Apocynum cannabinum, bei der zweizelliges Archespor vorkommt. *Frye* und

Blodgett (1905) haben bei Apocynum androsaemifolium festgestellt, daß sowohl die chalazale als auch die mikropylare Makrospore den Embryosack bilden kann: „A single integument deeply buries the nucellus and primary sporogenous cell. The latter divides into four megaspores, any one of which may become the embryo sac. In fig. 19 the innermost spore becomes the sac ... and in other cases the spore nearest the micropyle functions." *Hofmeister (1858)* gibt in seiner Zusammenstellung über Embryobildung einiger Phanerogamen bei den Apocynaceen, und zwar nur für Nerium an, daß das Ei langgestreckt und der Embryosack schon früh mit Endosperm gefüllt ist. *Billings (1901)* schreibt über die Samenentwicklung bei Amsonia und Apocynum androsaemifolium: „Amsonia zeigt ein gut ausgebildetes Tapetum, der Embryosack außer den in besonderer Weise ausgebildeten Integumentzellen an der Mikropylen- und Chalazaregion nichts Bemerkenswertes." Unter Tapetum versteht er die regelmäßig angeordnete Lage von Epithelzellen, die oft den Embryosack umschließen und dazu dienen, Nahrungsmaterial durch Auflösung und Absorption von dem umgebenden Integument zu gewinnen, ohne Rücksicht auf ihre Entstehung aus dem Nuzellus oder dem Integument ... „Die Auflösung des Integumentes durch die Tätigkeit des Tapetums dauert bis zur Bildung der aus einigen Lagen des Integumentes bestehenden Samenschale, die einen in viel Endosperm eingebetteten schmalen Embryo einschließt. Apocynum androsaemifolium unterscheidet sich von Amsonia wesentlich nur durch das Fehlen des Tapetums oder besondere Digestionszellen, sowie die frühere Entwicklung des Embryo." Aus seiner Zeichnung Figur 71 Amsonia salicifolia geht hervor, daß das Endosperm nuklear ist. Im Text ist nichts beschrieben.

Herrn Professor Dr. Schürhoff, dem ich das Thema meiner Arbeit verdanke, sei an dieser Stelle für seine stete Hilfsbereitschaft und seine Anregungen mein verbindlichster Dank ausgesprochen.

Das untersuchte Material wurde 1934, 1935 in den Monaten Januar bis August gesammelt und in Carnoyscher Lösung fixiert. Von dieser Fixierflüssigkeit kam es für je zwei Stunden in aufsteigend höherprozentige Alkoholbäder, und zwar 30, 50, 70, 96% zur Entwässerung, darnach einen Tag in Phenol-Benzol und schließlich in reines Benzol. Das so gehärtete Material wurde mit Paraffinschnitzeln zwei bis drei Tage in den Thermostaten gestellt. Alsdann wurde es in Paraffin (Schmelzpunkt 50—52°) eingebettet und in kleine Blöcke zerlegt. Mit dem Mikrotom wurden Bänder geschnitten, die mit Eiweißglyzerin auf die Objektträger

geklebt wurden. Die Schnitte wurden bei jüngeren Stadien und Pollenkörnern 5 μ, bei älteren Stadien 10—15 μ dick geschnitten. Durch Benzolbäder wurde das Paraffin wieder entfernt. Dann gelangten die Schnitte für je eine halbe Stunde in 70% Alkohol und Wasser, um nun gefärbt zu werden. Im allgemeinen wurde dazu eine 0,5% wäßrige Hämatoxylinlösung verwendet und mit Eisenalaun differenziert. Die Methode erwies sich aber bei reifen Pollenkörnern als nicht glücklich. Die Exine und der Polleninhalt färbten sich derartig, daß eine Differenzierung dann nicht mehr möglich war. In diesem Fall ließ ich die Schnitte drei Stunden in einer 1% wäßrigen Methylviolettlösung, spülte mit 96% Alkohol ab und differenzierte mit Nelkenöl. Auf diese Weise bekam ich die gewünschte Kernfärbung. Mit Jodgrünessigsäure, Pikrocarmin, Boraxcarmin, wie es von Strasburger für lebende reife Pollenkörner vorgeschlagen wird, gelangte ich in keinem Fall zum Ziel. Niemals bekam ich eine brauchbare Kernfärbung. Ich vermute, daß es auch hier die Exine ist, die recht störend wirkt.

Eigene Untersuchungen.

Unterfamilie Plumieroideae.

Vinca minor L.

Ein Längsschnitt durch eine junge Anthere zeigte mir neben den Pollenmutterzellen, die durch ihre großen Kerne sofort ins Auge fielen, die sie umgebenden vier Zellreihen oder Schichten. Von außen nach innen betrachtet, folgte der Epidermis die Faserschicht, dieser wieder die transitorische oder parietale Schicht und endlich die Tapetenschicht. Schon in sehr frühem Stadium beginnen sich die Pollenmutterzellen, die sich direkt ohne Abgabe einer Zelle aus den sekundären Archesporzellen entwickelt haben, von der Tapetenschicht zu differenzieren. Ihre Zahl beträgt in einem einzigen Antherenfach ca. 10 bis 15. Sie zeigten bis zu den allotypischen Teilungen immer die gleiche Entwicklungsstufe. Von da ab aber setzte eine Unregelmäßigkeit in der gleichmäßigen Entwicklung ein, was später noch näher zu erläutern ist. Ohne weiter auf die praesynaptischen Stadien einzugehen, will ich bei der Besprechung der allotypischen Teilungen sofort mit der Synapsis beginnen. In Figur 1 wird ein derartiges Stadium veranschaulicht. Man sieht deutlich, daß nicht nur zwischen den Pollenmutterzellen Interzellularen aufgetreten sind, sondern daß es sogar zu einer vollständigen Trennung der Zellen gekommen ist. Eine Erscheinung, die erkennen läßt, daß die Zelle sich bald anschicken wird, in das nächste Stadium einzutreten. Im Verhältnis zu den anderen Teilungsschritten verharrt die Synapsis recht lange. Auf ihrem Höhepunkt zeigt sie eine Verklumpung der Bestandteile ihres Kerns, des Chromatins, eine Verschmelzung der beiden Fadensysteme, die dem Nukleolus dicht anliegen. Allmählich löst sich das Knäuel wieder auf, das heißt, es erfährt eine Wiedertrennung in die zwei vorher verschmolzenen Fäden. Es entstehen auf diese Weise Paare oder Doppelchromosomen, die männlichen und mütterlichen Ursprungs sind. Das Stadium der Diakinese ist erreicht, wenn die Paare sich bis zu einem gewissen Grad verkürzt und verdickt haben. In diesem Stadium konnte ich die Chromosomen sehr gut zählen. Die Zahl betrug in allen meinen Präparaten 16, nicht wie bei *Finn* 23. Ich bat wegen der Differenz der Zahlen Herrn Professor Dr. Schürhoff, dieselbe einmal nachzuprüfen. Er

konnte mir die Zahl 16 bestätigen. Figur 2 zeigt die Kernplatte der Diakinese. Der kleine Nukleolus ist schon verschwunden. Aus dem Zytoplasma, das eine netzartige Struktur zeigt, differenzieren sich nun Fäden, die den Spindeln der Reduktionsteilung dienen sollen. Die Chromosomenpaare oder Gemini werden von den Spindelfasern erfaßt, zu Kernplatten angeordnet, längsgespalten und je ein Teil des Chromosomenpaares in entgegengesetzte Richtung gezogen. An den Polen angelangt, bilden sie das Stadium der Telophase. Die Spindeln treten hier recht deutlich hervor. Allmählich aber schwinden sie wieder, während der Phragmoplast sich in der Mitte ordnet, d. h. es kommt zur Ausbildung einer Zellwand nach der heterotypischen Teilung, wie Figur 5 zeigt. Man sieht in dieser Abbildung weiter, daß sich die Chromosomen in den gebildeten Tochterkernen im Verhältnis zur Diakinese (Figur 2) etwas verlängert haben. Ihre scharfe Kontur hat sich so gut erhalten, daß es mir möglich war, auch in diesem Stadium, das man als Interkinese bezeichnet, die Chromosomen zu zählen. Die Haploidzahl 16 konnte bestätigt werden. Die nun folgende homöotypische Teilung unterscheidet sich ja von der typischen nur dadurch, daß die Spaltung ihrer Chromosomen nicht in der Prophase erfolgt, sondern bereits in der Anaphase der heterotypischen Teilung eingetreten ist. Es kommt in den Tochterkernen erneut zur Bildung der Chromosomenkernplatte und dann weiter zu den Teilungsfiguren. Eine von diesen, nämlich die Telophase, zeigt Figur 6. In Figur 7 sieht man deutlich, daß es wiederum zur Bildung eines Phragmoplasten und damit zur Zellwandbildung kommt. Wir haben es hier also mit dem sukzedanen Teilungstypus zu tun (Mikrophoto 2), wie er an sich für die Monocotyledonen bezeichnend ist. Die vier neugebildeten Zellen werden bis hierher immer noch von der Membran der Pollenmutterzellen begleitet. Sie besitzen schon einen für das Tetradenstadium ungewöhnlich großen Kern und sind dicht mit Protoplasma gefüllt (Figur 8). Verschleimt die Membran, lösen sich die Zellen allmählich aus ihrem Verband. Nun wächst das einzelne Pollenkorn mächtig heran, was an der sich bildenden großen Vakuole zu erkennen ist. Der Kern liegt, nur von wenig Plasma umgeben, meist der Wand an. Dieses Stadium, das man auch als Vakuolenstadium bezeichnet, fand ich sehr viel. Es verharrt eine ganze Weile, ehe sich der Kern wieder anschickt, sich zu teilen. In diese Zeit fällt auch die Ausbildung der Exine. Schon nach kurzer Zeit wird sie so stark, daß sie nach der Hämatoxylinfärbung mit Eisenalaunlösung nur schwerlich wieder differenziert wird. Die Differenzierung des Pollenkorninhaltes hingegen ist sehr gut möglich. So

kann man beobachten, wie sich das einkernige vakuolisierte Pollenkorn allmählich wieder vollständig mit Plasma füllt. Kurz darauf erfolgt die Teilung des primären Pollenkerns. Das Produkt ist die Bildung eines großen ellipsoidischen vegetativen und einer kleineren generativen Zelle. Dann kommt es zu einer nochmaligen Teilung des generativen Kerns und damit zur Bildung der typisch aussehenden Spermazellen, die Finn, wie ich schon in der Einleitung erwähnte, beschrieben hat, und die ich bestätigen kann.

Die Tapetenzellen treten deutlich durch ihre intensiv gefärbten Kerne hervor. Sie zeichnen sich von den anderen somatischen Zellen dadurch aus, daß sie durch normale Mitose zweikernig werden, noch bevor die Pollenmutterzellen in das Synapsisstadium eintreten. Dann aber hört die Teilung auf. Vier- oder Mehrkernigkeit konnte ich nicht feststellen. Mit dem Wachstum der Pollenmutterzellen geht auch das der Tapetenzellen Hand in Hand. Sie umkleiden immer das Antherenfach. Sind nun die Pollentetraden bald vor ihrem Zerfall, dann verschmelzen die durch Mitose gebildeten Kerne einer Tapetenzelle wieder miteinander zu einem neuen, etwas größeren Kern, und allmählich auch die Tapetenzellen unter Auflösung ihrer Wände. Ihr Inhalt ergießt sich in das Innere eines Pollenfaches und legt sich um die Pollenkörner, ihrem Aufbau zu dienen. Allmählich verlieren die einzelnen Zellen ihre Struktur und die Kerne zeigen Degenerationserscheinungen. Wir haben es demnach hier mit einer echten Periplasmodiumbildung zu tun. Sind die Pollenkörner fertig ausgebildet, ist auch das Periplasmodium vollständig resorbiert.

Bei der Untersuchung der weiblichen Haploidgeneration konnte ich zunächst feststellen, daß die Samenanlage unitegmisch tenuinuzellat ist. Aus einer einzigen Archesporzelle, die angelegt wird, entwickelt sich ohne Abgabe einer Deckzelle direkt die Embryosackmutterzelle. Wenn die Pollen sich bereits im einkernigen Vakuolenstadium befinden, wird sie gebildet. Die Mikrosporengeneration eilt also der Makrosporengeneration weit voraus. Vielfach kommt es nur bis zur Ausbildung der Embryosackmutterzelle. Verhältnismäßig nur sehr wenige Samenanlagen werden weiter entwickelt. In vielen Präparaten konnte ich die Embryosackmutterzelle, eben erst angelegt, schon wieder in Degeneration begriffen, antreffen. Umgeben wird sie von einer einschichtigen Nuzellusepidermis, wie es Figur 11 zeigt. Außerdem sieht man in dieser Abbildung die Embryosackmutterzelle im Pachynemastadium. Perlschnurartige Fäden sind gebildet. Durch Kontraktion und Verdickung ergeben sie die Gemini. Bei der vorausgegangenen Synapsis lag das gebildete Fadenknäuel dicht dem Nukleolus an,

so wie es schon bei der Mikrosporengeneration geschildert wurde. Es folgt nun die allotypische Teilung. Der erste Teilungsschritt liefert als Endphase die Dyade (Figur 12). Man sieht deutlich, daß der Phragmoplast eine Zellwand bildet. Nach der Bildung setzt sofort die homöotypische Teilung ein. Sie entwickelt sich, wie ich des öfteren feststellen konnte, ungleichmäßig. Figur 13 zeigt eine Spindel in der Metaphase, während der andere Teilungsschritt schon beendet ist. Das Produkt der Reduktionsteilung ist die Bildung von vier Makrosporen, die fast senkrecht übereinander liegen. Bald kann man deutlich erkennen, daß teils die mikropylare, teils die chalazale Makrospore die weitere Ausbildung des Embryosackes übernimmt. In jedem Fall degenerieren drei von den vier gebildeten Makrosporen sehr bald nach ihrer Ausbildung. Der dann entstandene primäre Embryosackkern verharrt in diesem Zustand eine ganze Zeit, ehe er sich wieder zu teilen beginnt. Ich schließe das daraus, daß man im nächsten Stadium nichts mehr von den drei degenerierten Makrosporen mehr erkennt. Das Produkt der Teilung des primären Embryosackkerns ist der zweikernige Embryosack, wie Figur 15 zeigt. Man sieht verhältnismäßig wenig Plasma und eine große Vakuole. In diese Zeit fällt auch die Degeneration der Nuzelluszellen. Nach ihrem Verschwinden im Vier-, spätestens im Achtkernstadium, wird der Embryosack von der anschließenden Integumentschicht umgeben.

Die Kerne des zweikernigen Embryosackes teilen sich gleichmäßig und liefern den vierkernigen Embryosack. Von den vier Tochterkernen liegen je zwei im mikropylaren und chalazalen Ende, wiederum durch eine Vakuole getrennt. In Figur 16 sieht man einen ganz jungen achtkernigen Embryosack abgebildet. Der Teilungsschritt aus dem vierkernigen Embryosack ist soeben beendet. Die Spindeln sind weggefallen, die Kerne aber noch nicht gewandert. Eine spätere Entwicklung zeigt Figur 17. Die beiden Synergiden und die Eizelle haben sich am Mikropylarende geordnet. Der Polkern ist bis in die Mitte des Embryosacks gewandert, um kurz vor der Befruchtung mit dem aus dem chalazalen Ende stammenden Polkern zu verschmelzen. Die drei Antipodenzellen sind bereits degeneriert. In keinem Fall konnte ich Mehrkernigkeit oder Vermehrung beobachten. Ihre Funktion ist dementsprechend sehr gering. Der durch die Befruchtung triploid gewordene sekundäre Embryosackkern teilt sich sehr rasch und liefert das Endosperm. Es ist hier nuklear und wird sehr bald von dem Embryo, der sich in normaler Weise aus der befruchteten Eizelle entwickelt hat, aufgezehrt. Zu nachträglicher Zellwandbildung kommt es nicht. Haustorien- oder Suspensorbildung konnte ich weder im chalazalen noch im mikropylaren Teil beobachten.

Vinca major L.

Die praesynaptischen Stadien entwickeln sich normal und zeigen nichts Bemerkenswertes. Die Anzahl der Pollenmutterzellen in einem Antherenfach beträgt ca. 10 bis 15. Sie füllen zunächst lückenlos den ganzen Antherenraum aus und werden in einreihiger Zellschicht von dem Tapetum umgeben. An das Tapetum schließen sich die drei darauffolgenden Schichten in normaler Weise an, wie es Figur 19 zeigt. Man sieht, daß die Kerne der Tapetenzellen schon während der Synapsis zum Teil zwei bis vierkernig sind. Die mitotische Vermehrung der Kerne setzt also schon sehr frühzeitig ein. Die Synapsis der Pollenmutterzellen zeigt auf ihrem Höhepunkt eine Verklumpung der Chromatinfäden. Diese bilden ein dichtes Gewirr, das der Kernwand an einer Stelle anliegt. Hier und da ragen sie aus dem Knäuel in den Kernraum hinaus. Es ist unmöglich, den Verlauf der einzelnen Fäden zu verfolgen. Allmählich setzt nun wieder eine Lockerung des Fadenknäuels ein. Die gepaarten Chromatinfäden spinnen sich in die Kernhöhle aus und durchziehen dieselbe in gewundenen Schleifen. Es kommt nun zur Kontraktion der vorgebildeten Doppelchromosomen. Das nächste Stadium der Reifeteilung — die Diakinese — ist damit erreicht. Der Nukleolus hat bedeutend an Tinktionsfähigkeit verloren, während die gebildeten Gemini über die ganze Kernfläche im Kernsaft verteilt liegen. Ihre Zahl konnte ich hier sehr gut feststellen. Sie betrug acht. Inzwischen, also kurz nach der Synapsis, hatten sich die Pollenmutterzellen aus ihrem Verband gelöst und abgerundet, so daß sie nun frei in dem vergrößerten Antherenfach liegen.

Ist der kleine Nukleolus der Diakinese gänzlich verschwunden, nimmt die Reduktionsteilung ihren Anfang. Nach der Telophasenspindel der heterotypischen Teilung kommt es zur Ausbildung eines Phragmoplasten, das heißt, es wird eine Zellwand angelegt. Eine Erscheinung, die erkennen läßt, daß es sich hier um eine sukzedane Tetradenteilung handelt. Figur 22 zeigt das Interkinesestadium mit der schon deutlich ausgebildeten Wand. Auch in diesem Stadium konnte ich die Haploidzahl 8 bestätigen (Mikrophoto 7). Die Chromosomen sind hier wesentlich kleiner als im Diakinesestadium. Die nun folgende homöotypische Teilung zeigt, daß die Spindeln, vollkommen gleichmäßig in ihrer Entwicklung, ganz verschieden zueinander angeordnet sind. Daraus erklärt sich die große Verschiedenartigkeit der Tetradenfiguren. Figur 25 zum Beispiel zeigt drei Zellen, die vierte, durch eine punktierte Linie angedeutet, in einer anderen Ebene. Dann gibt es Figuren, bei denen man alle vier Zellen in einem Schnitt sieht,

oder aber drei seitlich nebeneinander liegende Zellen, die vierte wiederum in einer anderen Ebene usw. Nach der Endphase der homöotypischen Teilung wurde wiederum eine Zellwand gebildet. Noch wird die entstandene Tetrade von der Membran der Pollenmutterzelle umgeben. Verschleimt sie, lösen sich die Zellen aus ihrem Verband. Sie beginnen jetzt stark zu wachsen, wobei eine große zentrale Vakuole entsteht. Zu gleicher Zeit beginnt die Ausbildung der Exine. Sehr bald wird sie von den drei Austrittsstellen für den Pollenschlauch unterbrochen und zeigt dann eine eigenartige Form. Sie wölbt sich derart über die Austrittsstellen, daß es den Anschein hat, als ob diese geschützt werden sollten (Figur 26). So bleibt die Entwicklung eine ganze Zeitlang stehen; die Mehrzahl meiner Schnitte fand ich in diesem Stadium. Nach diesem erfolgt die Teilung des primären Pollenkerns, in deren Gefolge die Antheridiummutterzelle als uhrglasförmige Zelle an der Peripherie abgegeben wird. Es kommt nun wiederum zur starken Aufnahme von Nahrungsstoffen, was sowohl an dem Verschwinden des durch die Tapetenzellen gebildeten Periplasmodiums als auch an der Ausfüllung des Pollenkorns mit Zytoplasma zu erkennen war. Von jetzt ab mußte ich mit der Hämatoxylinfärbung aufhören, da eine Differenzierung der einmal gefärbten Exine beziehungsweise auch des Pollenkorninhaltes nicht mehr möglich war. Ich bediente mich deshalb einer Methode, die ich in der Einleitung näher erörtert habe. In einer 1% Methylviolettlösung ließ ich die Schnitte drei Stunden stehen und differenzierte mit Nelkenöl. Auf diese Weise bekam ich die geeignete Kernfärbung. Ich stellte fest, daß der Antheridiummutterkern sich nochmals geteilt hatte und somit ein dreikerniges Pollenkorn entstanden war. (Figur 27 und Mikrophoto 1), im Gegensatz zu *Strasburger*, der selbst nach Keimung des Pollenkorns nur zwei Kerne beobachtet hatte (Einleitung).

Der weibliche Haplont zeigt zunächst ein einzelliges Archespor in der unitegminaten tenuinuzellaten Samenanlage. Die Archesporzelle geht ohne Abgabe einer Deckzelle sehr bald in die Embryosackmutterzelle über. Diese wird von einer einschichtigen Nuzellusepidermis umgeben. Sie unterscheidet sich von der Integumentschicht dadurch, daß ihre Zellen viel größer und außerdem viel plasmareicher sind. In etwas späteren Stadien fand ich in der Embryosackmutterzelle die chromatischen Bestandteile des Kerns knäuelartig zusammengeballt, dicht dem Nukleolus anliegend. Es ist dies das Synapsisstadium. Nach der Wiederauflösung des Knäuels und nach der Geminibildung, die in normaler Weise vor sich geht, folgt die Reduktionsteilung. Einzelne Stadien dieser Teilung zeigen Figur 28 und 29. Durch sie werden vier Makro-

sporen gebildet, die fast senkrecht übereinander liegen oder genauer beschrieben, deren Kerne sich an den Enden der in Figur 29 gezeigten Spindellage, nunmehr durch eine Wand getrennt, befinden. Sehr bald degenerieren die drei obersten Makrosporen und die unterste, also die chalazale, liefert späterhin den einkernigen Embryosack. Die Desorganisation fängt zunächst bei der obersten Zelle an und greift allmählich auf die zweite und dritte über. In vorgeschritteneren Stadien sieht man statt der Zellen nur schwarzgefärbte, sichelförmig dem jungen Embryosack aufsitzende Plasmamassen. Sind die drei degenerierten Makrosporen verschwunden, teilt sich der primäre Embryosackkern und bildet den zweikernigen Embryosack, dessen Kerne bald nach ihrer Bildung durch eine große Vakuole getrennt sind. Der eine Kern liegt im mikropylaren, der andere im chalazalen Teil des Embryosackes. Die Entstehung der Vakuole ist etwa so zu deuten, daß sich der Embryosack in die Länge streckt und daß sich gleichzeitig durch das Auseinanderweichen des Integumentes in der Mitte der Samenanlage eine größere Höhlung ausbildet. Jetzt fangen auch allmählich die Nuzelluszellen an zu degenerieren. Sie finden sich noch im achtkernigen Embryosack und verhindern dadurch ein unmittelbares Anliegen des Embryosackes an die Integumentschicht.

Bei weiterer Teilung des zweikernigen Embryosackes entsteht der vierkernige und nach einem dritten Teilungsschritt der achtkernige Embryosack. In Figur 33 ist ein Achtkernstadium abgebildet. Man sieht deutlich, daß die drei Antipodenzellen bereits wieder degeneriert sind, und zwar noch bevor die beiden Polkerne, die auch hier vor der Befruchtung verschmelzen, sich vereinigt haben. Bei den Synergiden und der Eizelle sind bereits Vakuolen gebildet, ein Zeichen, daß der Embryosack nun befruchtungsfähig ist. Aus der befruchteten Eizelle entwickelt sich der Embryo. Ich konnte ein Stadium in der Entwicklung des Embryo finden, das zeigt, daß er aus vier einzelligen Stockwerken besteht (Figur 34). Umgeben wird er von nuklearem Endosperm, das von den befruchteten Polkernen stammt. In späteren Stadien fand ich das Endosperm von dem kleinen Embryo bereits aufgezehrt. Nachträgliche Zellwandbildung konnte ich in keinem Fall beobachten.

Rhazya orientalis D.C.

Ein Schnitt durch eine junge Anthere zeigt fast das gleiche Bild wie Vinca minor. Die Kerne der Pollenmutterzellen sind wieder ungewöhnlich groß. Nur ihre geringere Zahl, ca. 8 bis 10, in einem Antherenfach und der dadurch bedingte Größenunterschied läßt

eine Verwechslung mit der genannten Pflanze nicht zu. Deutlich zeigt sich auch hier die Differenzierung des sporogenen Gewebes vom vegetativen durch eine stärkere Färbung der Kerne. Zunächst bildet das Antherenninnere bis zum Beginn der Synapsis einen zusammenhängenden Gewebekomplex. Erst später erfährt es eine Auflockerung und eine allmähliche Trennung, so daß dann die Zellen frei im Raum verteilt liegen. Die Tapetenzellen, die der Entwicklung der Pollenmutterzellen folgen, werden schon sehr frühzeitig zweikernig. Im Synapsisstadium scheinen sich ihre Kerne wieder verschmolzen zu haben, denn man findet meist nur einen, durch die Verschmelzung aber um so größer gewordenen und intensiv gefärbten Kern.

In den Pollenmutterzellen kommt es allmählich zu einer Zusammenraffung der beiden Fadensysteme, die aus dem Chromatin des Kerns gebildet sind. In Gestalt eines Knäuels liegen sie dicht dem kleinen Nukleolus an, so daß ihre Struktur nicht mehr zu erkennen ist. Das Stadium der Synapsis ist damit erreicht. Es verharrt eine ganze Zeit, ehe es sich wieder aufzulösen beginnt. Dann aber erfolgt sehr rasch eine Verkürzung und Verdickung der homologen Chromosomen. Ihre Zahl beträgt acht (Mikrophoto 8). Während bis hierher die Entwicklung in den fünf vorhandenen Antheren vollkommen gleichmäßig war, setzt jetzt bei der folgenden Reifeteilung eine Unregelmäßigkeit in der Entwicklung ein. So kann man beobachten, daß in einem Fach die Reduktionsteilung erst beginnt, in einem anderen aber bereits fertige Tetraden gebildet sind. Es war mir auf diese Weise möglich, in einem einzigen Schnittpräparat sämtliche Teilungsschritte, die zu der allotypischen Teilung gehören, zu beobachten. Bei der heterotypischen Teilung fällt besonders die Größe der Spindeln auf (Figur 35 und 36). Im Gegensatz zu den zwei vorher beschriebenen Pflanzen kommt es hier nach der Telophase der ersten Teilung nicht zur Ausbildung eines Phragmoplasten und damit Zellwandbildung. Figur 37 zeigt ein Interkinesestadium, in dem diese Tatsache veranschaulicht ist. Außerdem konnte hier die Haploidzahl acht bestätigt werden. Die nun folgende homöotypische Teilung zeigt, daß die Spindeln meist senkrecht zueinander stehen (Figur 38 bis 40). Haben sich die vier Kerne nach der Telophase gebildet, liegen sie zunächst frei in der Zelle. Nach kurzer Zeit setzt Zellwandbildung ein, und zwar von außen nach innen, in dem zum Teil die vorher ausgebildeten Phragmoplasten mitbenutzt werden. Die Teilung der Tetraden erfolgt also nach dem sogenannten „Furchungstypus", wie er für die Dikotylen allgemein charakteristisch ist. Noch werden die Tetraden von der Membran der Pollenmutterzelle zusammengehalten. Bald

aber verschleimt diese, degeneriert und die einzelnen Pollen werden frei. Nun erfolgt eine außerordentlich schnelle Größenzunahme. Die Nährstoffe hierfür liefert das Tapetum. Schon im Tetradenstadium der Pollenmutterzellen lösen sich seine Wände auf. In späteren Stadien sieht man, wie sich ihr Inhalt um die freigewordenen Pollenkörner legt und die Kerne degenerieren. Wir haben es also auch hier wieder mit einem echten Periplasmodium zu tun (Mikrophoto 3). Mit der Reife des Pollenkorns geht auch seine Resorption Hand in Hand. Im Zweikernstadium des Pollens ist keine Spur mehr von ihm zu finden.

Die Ausbildung der Exine beginnt kurz nach der Auflösung der Tetrade. In gut differenzierten Präparaten sieht man, wie sie zunächst um das ganze Pollenkorn herumläuft. Bald aber wird sie von den drei Austrittsstellen für den Pollenschlauch unterbrochen. Dies erfolgt meist dann, wenn das Pollenkorn das Vakuolenstadium erreicht hat. Hier liegt der primäre Pollenkern meist in wenig körnigem Plasma dicht der Wand an. Hat sich das Pollenkorn wieder gänzlich mit Plasma gefüllt, teilt sich der Kern und liefert einen großen runden vegetativen und den kleineren generativen Kern der Antheridiummutterzelle. Diese ergibt durch nochmalige Teilung zwei Spermazellen, wie es Figur 42 zeigt.

Bei der Untersuchung der weiblichen Haploidgeneration konnte ich beobachten, daß es nie zur Ausbildung von mehrzelligem Archespor kommt. Ohne Abgabe einer Deckzelle entwickelt sich vielmehr das einzellige Archespor direkt zur Embryosackmutterzelle. Diese wird von der einschichtigen Nuzellusepidermis umgeben, deren Zellkerne im frühen zweikernigen Embryosack bereits anfangen zu degenerien und im späteren Vierkernstadium vollkommen verschwunden sind. Es kommt dann, von dem Integument geliefert, zur Ausbildung eines Tapetums mit großen ansehnlichen, langgestreckten Zellen, die unmittelbar dem Embryosack anliegen.

Während die Embryosackmutterzelle im Synapsisstadium (Figur 43) noch reich an Plasma ist, tritt während der Reduktionsteilung vorübergehend Plasmaarmut und damit Vakuolisierung innerhalb der Zelle auf. Erst wenn die vier Makrosporen gebildet sind, wird der ganze Raum wieder mit Plasma gefüllt. Allmählich degenerieren die drei obersten Makrosporen, während die chalazale den primären Embryosack bildet. Durch einen ersten Teilungsschritt wird der zweikernige, durch den zweiten der vierkernige und endlich durch einen dritten der achtkernige Embryosack in normaler Weise ausgebildet. Auch hier zeigt es sich wieder, daß die drei Antipodenzellen sehr rasch degenerieren. Die befruch-

tete Eizelle bildet den Embryo und die vor der Befruchtung verschmolzenen Polkerne ergeben mit dem einen Spermakern durch Teilung nukleares Endosperm, das sehr bald wieder von dem kleinen Embryo aufgezehrt wird.

Amsonia tabernaemontana (Walt.)

Haben sich die Pollenmutterzellen nach den rein somatischen Teilungen im männlichen Archespor allmählich differenziert, kann man deutlich die vier an sie anschließenden Schichten erkennen. Die äußerste Zellage, die Epidermis, zeigt eine mehr rundliche Form ihrer Zellen, während die beiden darauffolgenden, nämlich die Faserschicht, die das Endothecium bildet, und die parietale Schicht mehr in der Längsrichtung gestreckte Zellen anlegen. Die Zellen besitzen sehr wenig Plasma, und ihre Kerne werden nicht so intensiv gefärbt, wie das bei den Tapetenzellen oder gar bei den Pollenmutterzellen der Fall ist. Ihre Resorption erfolgt kurz vor der Reduktionsteilung. Die Tapetenschicht, die sich an die parietale anschließt, zeigt in ihren Zellen schon bald nach der Bildung Zweikernigkeit. Sind die Pollenmutterzellen aber in das Synapsisstadium eingetreten, verschmelzen die durch Mitose entstandenen wieder zu einem neuen, etwas größeren und intensiver färbbaren. Hypertrophie konnte ich jedoch nicht feststellen. Im Tetradenstadium zeigen diese dann bereits wieder Degenerationserscheinungen, indem sie in kleine Nukleoli zerfallen. In diese Zeit fällt auch die Auflösung ihrer Zellwände. Ihr Inhalt fließt mit den degenerierenden Kernen zwischen die jungen Pollenkörner und legt sich an sie an, um ihnen durch die Austrittsstellen Nährstoffe zukommen zu lassen. Die Bedingungen für eine Periplasmodiumbildung sind damit erfüllt. Mit dem Wachstum der Pollenkörner beginnt die Resorption. In reifen Antheren ist sie beendet.

Die Pollenmutterzellen entwickeln sich normal und bilden nach dem Synapsisstadium, das hier wieder die bekannten Erscheinungen der Verklumpung des Chromatins zeigte, allmählich die Gemini aus (Figur 44). Die beiden homologen Chromosomen liegen hier entweder parallel nebeneinander oder sie decken sich gerade. Dieser Zeitpunkt eignete sich am besten zur Zählung. Die Haploidzahl 16 konnte ich mit Sicherheit in vielen Präparaten feststellen. Nachdem der kleine Nukleolus, der im Diakinesestadium noch deutlich zu sehen war, verschwunden ist, setzt die heterotypische Teilung ein. Die Kernspindel wird innerhalb des Zytoplasmas zunächst multipolar angelegt (Figur 45), um erst später in die bipolare Spindel überzugehen. In der letzten Phase der heterotypischen Teilung

treten die Spindeln noch einmal recht deutlich hervor, jedoch kommt es zu keiner Ausbildung eines Phragmoplasten. Es folgt vielmehr bald darauf die homöotypische Teilung. Einige Teilungsfiguren zeigen Figuren 48 und 49. Nach Abschluß dieser Teilung liegen die neu gebildeten Kerne in den Ecken eines Tetraeders. Es kommt nur zur Wandbildung, wodurch die Tetrade entsteht. Von der Peripherie der Pollentetrade beginnt die Einschnürung des Plasmas und schreitet zentripetal fort. Auch hier liegt also wieder der simultane Furchungstypus vor. Dadurch, daß die Kerne an den Ecken eines Tetraeders angeordnet sind, sieht man im Blickfeld meist nur drei Zellen (Figur 50). Umgeben wird sie von der verschleimenden Membran der Pollenmutterzelle. Nach ihrer Degeneration werden die jungen Pollenkörner frei und zeigen, zunächst durch die tetraedrische Lage bedingt, eine ganz eigenartige Gestalt. Sie gehen allmählich in ganz unregelmäßige Formen über, die man Faltungsstadien nennt. Man hat den Eindruck, als ob die Pollenkörner gedrückt oder aber zerknittert seien. Erst ganz allmählich runden sie sich ab. Man sieht, daß eine zentrale Vakuole entstanden ist, und bald auch ein Kern erscheint, der in feinem körnigen Plasma liegt, das dicht um die Innenwand herumläuft. Die Ausbildung der Exine erfolgt kurz nach der Abrundung der jungen Pollenkörner. Wenn die Zelle sich wieder vollkommen mit Plasma gefüllt hat, beginnt die erste Teilung des primären Pollenkerns, bei der der Antheridiummutterkern abgegeben wird. Kurz vor der Reife teilt sich dieser und bildet zwei Spermazellen aus, die nunmehr ihr eigenes Zytoplasma bewahren (Figur 51).

Während die Mikrosporengeneration sich bereits im Tetradenstadium befindet, beginnt in der Makrosporengeneration erst die Differenzierung der fertilen Zellen von den somatischen. Die Entwicklung geht dann aber sehr rasch vor sich. Eine einzige Archesporzelle entwickelt sich ohne Abgabe einer Deckzelle zur Embryosackmutterzelle. In Figur 52 sieht man eine solche im Synapsisstadium, umgeben von einer einschichtigen Nuzellusepidermis. Der Nuzellarhöcker hebt sich deutlich von dem Integument ab. Durch die allotypische Teilung bildet die Embryosackmutterzelle die vier Makrosporen aus. Diese liegen fast senkrecht übereinander. Die unterste oder chalazale zeigt bald eine stärkere Entwicklung als die drei oberen. Sie ist es auch, die späterhin den einkernigen Embryosack bildet, während die anderen, bei der mikropylaren Makrospore angefangen, nach und nach degenerieren. Erst wenn die letzten Reste gänzlich verschwunden sind, teilt sich der chalazale Kern und bildet unter energischer Streckung der Zelle den zweikernigen Embryosack, dessen Kerne wiederum durch eine Vakuole getrennt

sind. In diese Zeit fällt die Degeneration der Nuzelluszellen. Von ihrem Inhalt ist bald nichts mehr zu erkennen. Später sieht man nur noch gleichmäßig homogen gefärbte Zellkomplexe, die nach kurzer Zeit etwa im vierkernigen Embryosackstadium gänzlich verschwinden. Inzwischen hat aber die innerste Schicht des Integumentes ein Tapetum gebildet, dessen Zellen eine charakteristische Gestalt annehmen, indem sie sich stark in radialer Richtung in die Länge strecken und sich somit von den anderen normalen isodiametrischen Integumentzellen gut unterscheiden. Sie scheinen hier eine ernährungsphysiologische Aufgabe zu haben, denn es ist anzunehmen, daß sie für die Entwicklung des jungen Embryo insofern eine bedeutende Rolle spielen, als ja das spärliche nukleare Endosperm bald nach seiner Bildung verschwindet.

Das Produkt der Teilung des zweikernigen Embryosackes ist der vierkernige. Die beiden Tochterkernpaare liegen nebeneinander, eins im mikropylaren Teil, das andere im chalazalen. Den Hauptraum nimmt die Vakuole ein, die beide voneinander trennt. Noch immer streckt sich der Embryosack, und zwar in die Chalazaregion hinein. Durch einen dritten und letzten Teilungsschritt kommt es zum achtkernigen Embryosack. Figur 53 zeigt einen solchen bereits befruchtungsfähig. Die drei Antipodenzellen sind degeneriert, während die beiden Polkerne sich verschmolzen haben. Die Synergiden zeigen langgestreckte Gestalt. Ihre Kerne sind nur undeutlich zu erkennen, während die Eizelle durch ihre Breite und den größeren Kern besonders auffällt. Auch hier konnte ich nach der Befruchtung nukleares Endosperm, dessen Kerne im ganzen Raum verteilt liegen, und einen normal ausgebildeten Embryo antreffen.

Unterfamilie Echitoideae.

Nerium oleander L.

Die jüngsten Stadien des männlichen Archespors zeigen ein zunächst lückenlos mit sporogenem Gewebe angefülltes Antherenineres, das sich durch seine Größe, die gute Tingierbarkeit der Kerne und den großen Plasmareichtum von den rein somatischen Zellen gut unterscheidet. Es ist von Tapetenzellen umgeben, die im Synapsisstadium der Pollenmutterzellen vierkernig werden. Die Zahl der Pollenmutterzellen in einem Antherenfach ist hier bedeutend größer als bei den bisher beschriebenen Vertretern der Plumieroideae. Sie beträgt ca. 20 bis 25. Allerdings kommt hier

hinzu, daß die Antherenfächer von vornherein etwas größer angelegt werden und dadurch mehr Raum vorhanden ist. Bei der Besprechung der Reduktionsteilung der Pollenmutterzellen will ich mit der Synapsis beginnen. Ein dicht verschlungenes Fadenknäuel liegt dem wandständigen kleinen Nukleolus eng an. Die Synapsis bietet im Mikroskop ein außerordentlich typisches Bild, denn alle Zellen zeigen dieselbe Entwicklung, im Gegensatz zu späteren Stadien, in denen man wieder ganz ungleichmäßige Entwicklung feststellen kann. Diese Tendenz scheint allgemein bei den Apocynaceen zu bestehen, denn ich fand sie bei allen von mir untersuchten Vertretern. Die Synapsis verharrt eine ganze Weile, ehe sich ihr Fadenknäuel wieder aufzulösen beginnt. In der Diakinese differenzieren sich allmählich aus den aufgelösten, verkürzten und geteilten Chromatinfäden acht Gemini, wie Figur 54 zeigt. Man sieht noch deutlich, wie die homologen Chromosomen entweder parallel nebeneinander liegen oder aber eine V-förmige Gestalt annehmen. Der Nukleolus ist schon recht klein geworden und verschwindet gänzlich, wenn die heterotypische Teilung ihren Anfang nimmt. Figur 55 zeigt eine Metaphase dieser Teilung und Figur 56 die Interkinese, in der die Chromosomenzahl 8 bestätigt werden konnte. Nach dieser kommt es zu keiner Ausbildung eines Phragmoplasten, sondern die homöotypische Teilung setzt sofort ein. Ihre Teilung verläuft normal und zeigt nichts Besonderes. Nach ihr tritt zwischen den zunächst freiliegenden vier Kernen, von außen nach innen gehend, Zellwandbildung ein, und allmählich kommt es zur zentripetalen Einschnürung des Plasmas, was dem simultanen Furchungstypus entspricht. Nach Verschleimung und Degeneration der Pollenmutterzellenmembran, die die Tetrade noch zusammenhält, werden die Pollen frei. Hier zeigen sie wieder eine ganz unregelmäßige Form. Wieder erscheinen sie gänzlich zerdrückt und zerknittert. Ihre Differenzierung mit Eisenalaun geht ungewöhnlich rasch, ein Zeichen dafür, daß die Exine noch nicht ausgebildet ist. Erst wenn sie das Faltungsstadium verlassen, das heißt, wenn sie sich aufblähen und abrunden, erfolgt auch deren Ausbildung, was an der bleibenden Färbung gut zu erkennen ist. Es ist erstaunlich, zu welcher Größe jetzt die einzelnen Pollen heranwachsen, was ein Vergleich der Figuren 57 bis 60 mit Figur 61 zeigt. Kein Wunder, daß dadurch eine riesige Vakuole entsteht. Plasma ist fast kaum mehr vorhanden oder es läuft nur in ganz dünner Schicht rings um die Innenwand herum. Die Nährstoffe werden auch hier aus einem in normaler Weise gebildeten Periplasmodium entnommen. Der ungewöhnlich große primäre Pollenkern teilt sich erst nach einer ganzen Weile und gibt dann den Antheridiummutterkern ab, der bald

in die Mitte des nun wieder gänzlich mit Plasma gefüllten Inneren wandert. Hier teilt er sich noch einmal vor der Keimung des Pollenschlauches und bildet so ein dreikerniges Pollenkorn mit den Spermazellen.

Der weibliche Haplont zeigt zunächst ein einzelliges Archespor in der unitegminaten tenuinuzellaten Samenanlage. Das einzige Integument ist, wie Figur 62 zeigt, anfänglich noch nicht sehr stark entwickelt. Man sieht aber, wie es sich deutlich von dem Nuzellarhöcker abhebt. Die Embryosackmutterzelle, aus der Archesporzelle ohne Abgabe einer Deckzelle hervorgegangen, ist bereits hier im Synapsisstadium. Umgeben wird sie von der Nuzellusepidermis, deren Zellen schon bei der Reduktionsteilung anfangen zu degenerieren. Sie zeigen dabei meist eine geringe Hypertrophie. Im vierkernigen Embryosack ist nichts mehr von ihnen zu finden. Die im Normalfall der degenerierten Nuzellusepidermis folgende Tapetenschicht des Integumentes wurde ebensowenig wie bei Vinca minor und major hier ausgebildet. Die anschließenden Zellen zeigten weder eine gute Tingierbarkeit ihrer Kerne noch irgendeine besondere Ausbildung, die sie von den normalen isodiametrischen Integumentzellen unterschieden.

Die Synapsis der Makrosporenmutterzelle zeigt ganz regelmäßige Entwicklungsformen. Der Nukleolus ist verhältnismäßig groß, gut gefärbt und hebt sich deutlich vom Zellplasma, das die junge Zelle noch vollständig ausfüllt, ab. Ich erhielt bei der Wiederauflösung des Synapsisknäuels sehr gute Bilder von den Zwischenstadien wie Leptonema, Strepsinema, Pachynema usw. Nach verhältnismäßig kurzer Diakinese sammeln sich die Chromosomen an der Äquatorialplatte zur Metaphase (Figur 63), das heißt, sie gehen in die Reduktionsteilung über. Ihr Ergebnis ist die Bildung von vier Makrosporen, von denen drei sehr bald wieder degenerieren, und zwar können es hier die drei obersten, oder aber die drei untersten sein, so daß entweder die mikropylare oder die chalazale später den Embryosack bilden. Während bei der Weiterentwicklung der chalazalen Makrospore immer die oberste von den vier zuerst, dann die zweite und dritte fortschreitend nach unten degeneriert, konnte ich im umgekehrten Fall eine derartige Tendenz nicht feststellen. Meist degenerieren sie zu gleicher Zeit oder aber wahllos nacheinander. Nach ihren Verschwinden entwickelt sich in normaler Weise der zweikernige Embryosack. Die Zelle erfährt dadurch wieder eine deutliche Streckung. Durch Teilung der beiden Tochterkerne des primären Embryosackkerns wird der Embryosack vierkernig, und zwar liegen je zwei Kerne, durch eine Vakuole getrennt, im mikropylaren und chalazalen Teil. Ein dritter und letzter

Teilungsschritt bildet den achtkernigen Embryosack aus, der das gewohnte Bild zeigte. Sowohl Eiapparat als auch die kurzlebigen Antipoden unterscheiden sich nicht von den Vertretern der Plumieroideae. Die beiden Polkerne, die noch kurz vor der Befruchtung verschmelzen, sind gut ausgebildet. Die Befruchtung selbst konnte ich nicht beobachten, doch beginnt bald nach der Kopulation des einen Spermakerns mit den Polkernen sich das Kopulationsprodukt zu teilen und mehrere freie Kerne zu bilden. Nur durch wenig Plasma voneinander getrennt liegen sie dicht der Embryosackhöhlung an. Zur nachträglichen Zellwandbildung kommt es nicht, so daß es hier bei nukleärem Endosperm bleibt. In nicht viel späterem Stadium ist es bereits wieder verschwunden. Diese spärliche Ausbildung läßt kaum auf eine ernährungsphysiologische Bedeutung schließen. Vielmehr wird der junge aus der befruchteten Eizelle entstandene Embryo von dem allmählich mächtig heranwachsenden chalazalen Teil der Samenanlage zum größten Teil ernährt. Erst dann beginnt er seine ersten Teilungsschritte, die zu einem vierzelligen Proembryo führen, wie ich ihn in Figur 34 abgebildet habe, nur daß hier das Endosperm bereits schon verbraucht ist.

Apocynum cannabinum L.

War die Zahl der Pollenmutterzellen in einem Antherenfach bei Nerium oleander im Verhältnis zu den vorher beschriebenen schon wesentlich höher, so steigt sie hier noch um annähernd weitere 10, so daß ich bis 35 bei einem Längsschnitt feststellen konnte. Das Synapsisstadium, das ich zuerst untersuchte, zeigte mir sein typisches Aussehen. Außerdem konnte ich die Anwesenheit von Tapetenzellen feststellen. Sie waren hier zum Teil schon vierkernig geworden und deutlich durch ihre gute Färbbarkeit zu erkennen. Während der Synapsis bilden die Pollenmutterzellen zunächst noch einen zusammenhängenden Gewebekomplex. Kommt es aber allmählich zur Auflösung des Spirems, zu einer Verkürzung und Verdickung der homologen Chromosomen, lösen sich die Zellen voneinander unter gleichzeitiger Abrundung. In dem so inzwischen entstandenen Diakinesestadium konnte ich die Haploidzahl 8 mit Sicherheit feststellen (Figur 68). Der kleine Nukleolus, zunächst noch vorhanden, verschwindet sehr bald, und die außerhalb des Kernes im Zytoplasma gebildeten Spindelfasern bilden allmählich über die multipolare die bipolare Spindel für die nun einsetzende Reduktionsteilung aus. Nach der letzten Phase der heterotypischen Teilung kommt es durch die Bildung

eines Phragmoplasten zur Wandbildung. Im Interkinesestadium (Figur 70) sieht man deutlich, daß diese nicht nur vorhanden ist, sondern, daß sich ein kleiner Interzellularraum gebildet hat, wodurch zwei ganz locker miteinander verbundene Zellen entstanden sind. Man könnte zu der Ansicht kommen, daß sie vielleicht nur noch durch die umgebende Membran der Pollenmutterzelle zusammengehalten werden. Ich beobachtete diese Erscheinungen bei den sämtlichen Teilungsfiguren der homöotypischen Teilung (Figur 70 bis 74). Nach der Endphase der homöotypischen Teilung kommt es erneut zur Wandbildung. Auf diese Weise entsteht die Pollentetrade. — Von hier ab tritt nun ein ganz neues Merkmal in der Weiterentwicklung ein. Während bei den anderen von mir bisher untersuchten Arten die Tetrade kurz nach ihrer Bildung in die einzelnen Zellen zerfiel, bleibt sie hier bis zur vollkommenen Reife der einzelnen Pollen erhalten, das heißt, sie wird dementsprechend auch als solche verstäubt. Es war zunächst recht verwunderlich, daß sie in allen späteren Stadien, die ich untersuchte, aufzufinden war. Ich konnte aber sehr bald, schon rein oberflächlich betrachtet, auf Grund ihrer teilweise intensiveren Färbung und der damit wieder bedingten schlechteren Differenzierung feststellen, daß es sich um jüngere oder ältere Tetraden handeln mußte. Bei näherer Untersuchung bestätigte sich diese Tatsache. Die stärkere Färbbarkeit lag an der Ausbildung der Exine der einzelnen Pollenkörner, die im Vakuolenstadium des Pollenkorns ihren Anfang nimmt. Bald wird sie so stark, daß selbst ein 24stündiges Liegen in der Differenzierungsflüssigkeit sie nicht mehr entfärbte. Wohl gelingt es aber, sie mit dem Mikrotom zu schneiden, um somit den Inhalt des Pollens sichtbar zu machen. Dabei konnte ich feststellen, daß zunächst ganz regelmäßig das Vakuolenstadium gebildet wird, in dem der primäre Pollenkern in feinkörnigem Plasma, das rings um die Innenwand verläuft, liegt. Nach einer Weile, wenn sich die Zelle wieder mit Plasma gefüllt hat, teilt sich der Kern und gibt in normaler Weise den Antheridiummutterkern ab, der nach seiner Teilung zwei Spermakerne bildet (Figur 75). Spermazellen konnte ich nicht beobachten.

Die Entwicklung der Tapetenzellen weicht von den bisher beschriebenen Arten nicht erheblich ab. Schon während der homöotypischen Teilung der Pollenmutterzellen kommt es allmählich wieder zur Verschmelzung der durch Mitose entstandenen Kerne zu einem neuen, etwas größeren. Niemals bemerkte ich jedoch Hypertrophie. Sehr bald beginnt die Degeneration, die mit der Auflösung der Zellwände Hand in Hand läuft. Ihr Inhalt ergießt sich allmählich in das Antherenninnere, ohne jedoch den Raum zwischen den

Tetraden lückenlos auszufüllen. Diese Erscheinung, die wiederum ein echtes Periplasmodium darstellt, konnte ich noch im zweikernigen Pollenkernstadium beobachten, dann allerdings beginnt seine vollkommene Resorption. Wahrscheinlich hat es hier nicht nur eine ernährungsphysiologische Bedeutung zum Aufbau der jungen Pollenkörner, sondern dient auch dazu, harzartige Substanzen zu erzeugen, die späterhin neben der Pollenmutterzellenmembran die Tetrade zusammenhalten. Auf eine derartige Entwicklung der Tapetenzellen weist *Schürhoff (1926)* hin.

Bei der Untersuchung der weiblichen Haploidgeneration achtete ich besonders auf die Ausbildung des Nuzellus und des Integumentes. War doch die Behauptung, daß der Nuzellus mit dem Integument völlig verwächst oder aber über der Archesporzelle nur eine kleine Kappe bildet, von Guignard speziell bei Apocynumarten aufgestellt worden. Meine Beobachtungen hierüber ergaben, daß nur ganz junge Samenanlagen die Abgrenzung zwischen Integument und Nuzellus nicht scharf erkennen lassen. Etwa im Synapsisstadium der Embryosackmutterzelle wird sie jedoch deutlich sichtbar (Mikrophoto 4). Eine Verwachsung kann dementsprechend also nach dieser Feststellung nicht vorliegen. Die Annahme, daß die Nuzelluszellen, zunächst durch keine besonderen Merkmale von den anderen unterschieden, wie üblich vollkommen um die Anlage der Embryosackmutterzelle herumlaufen, bestätigte sich bei ihrer Degeneration, die im zweikernigen Embryosack einsetzte und die ich bis zum jungen achtkernigen Embryosack verfolgen konnte (Figur 82 bis 84). Es waren langgestreckte Gebilde, die etwas hypertrophiert erschienen. Die Bildung einer Kappe über der Archesporzelle war deshalb unmöglich. Sie ist bei *Guignard* nur so zu deuten, daß er die Samenanlagen schräg geschnitten hat, so daß ein Teil der Nuzelluszellen nicht getroffen wurde.

In jungen Stadien fand ich neben normalem einzelligen Archespor auch die Anlage zweier Archesporzellen, die entweder neben- oder untereinander angeordnet waren. Während sich die eine ohne Abgabe einer Deckzelle sehr rasch weiter entwickelte, degenerierte die andere (Figur 78). Nach ihrem Verschwinden füllt sich der Raum vollkommen mit Plasma und die Embryosackmutterzelle geht von der Synapsis, in der sie sich hier befindet, durch Auflösung des Spirems in normaler Weise in das Diakinesestadium über. Hier konnte ich, wie Figur 79 zeigt, wieder acht haploide Chromosomen zählen. Der Nukleolus ist noch gut erhalten und zeigt eine ansehnliche Größe. Die Reduktionsteilung, die bald darauf einsetzt, verläuft normal. Nach dem ersten Teilungsschritt kommt es zur Ausbildung einer Querwand. Die zweite Teilung verläuft in den Toch-

terzellen gleichzeitig. Figur 81 zeigt die Zellkerne im Stadium der Anaphase. Nach der Telophase kommt es erneut zur Wandbildung. Die auf diese Weise entstandenen vier Makrosporen liegen in einer Reihe. Man kann deutlich beobachten, wie sich die chalazale schon bald nach ihrer Bildung durch besondere Größe von den anderen auszeichnet. Sie liefert auch stets den Embryosack, während die drei anderen sehr bald degenerieren und verschwinden. Im zweikernigen Embryosack, der durch Teilung aus dem primären Embryosackkern hervorgegangen ist, ist nichts mehr von ihnen zu finden. Die Zelle des zweikernigen Embryosackes hat sich wieder sehr in die Länge gestreckt, und zwar in die chalazale Region hinein. Im vierkernigen Embryosack (Figur 83) scheint noch dieselbe Tendenz zu herrschen. Während die beiden Kerne im mikropylaren Teil nebeneinander liegen, sind sie im chalazalen fast untereinander. Durch einen weiteren Teilungsschritt wird der achtkernige Embryosack gebildet (Figur 84). Seine weitere Entwicklung zeigt nichts anormales. Durch Befruchtung der beiden verschmolzenen Polkerne entsteht wiederum nukleäres Endosperm, das auch hier sehr bald nach seiner Bildung verschwindet. Die befruchtete Eizelle liefert einen vierzelligen Embryo.

Apocynum androsaemifolium L.

Die Pollenmutterzellen liegen zunächst dicht gedrängt im Antherenfach. Ihre Zahl entspricht der von Apocynum cannabinum. Sie sind völlig mit Plasma gefüllt und haben keine Vakuolen. Mit dem Wachstum der Anthere aber tritt allmählich eine Auflockerung des Zytoplasmas ein. Schließlich lösen sie sich im Diakinesestadium unter Degeneration der Mittellamelle voneinander, so daß sie dann frei im Antherenfach liegen. Sie werden von Tapetenzellen umgeben, die auch hier wieder die Tendenz zeigen, daß sie frühzeitig zweikernig werden. Figur 86 zeigt Pollenmutterzellen im Strepsinemastadium. Man sieht deutlich, daß das sich auflösende Fadenpaar der Synapsis den ganzen Kernraum ausfüllt. Der gut ausgebildete stark gefärbte Nukleolus liegt dicht der Wand an. Alle Kerne zeigen dieselbe Entwicklungsstufe. Bei der bald darauffolgenden Diakinese (Figur 87) differenzieren sich acht Gemini, die sich bald so stark verkürzen, daß die Chromosomenpaare nur schwerlich mehr zu erkennen sind. Die allotypische Teilung setzt mit der Bildung der zunächst multipolaren, späterhin aber bipolar werdenden Spindel in Zytoplasma innerhalb des Kernes ein. Die Chromosomen wandern in ihrem weiteren Verlauf allmählich an die Pole und bilden hier die Tochterkerne, ohne daß es zu einem Ruhe-

stadium kommt, wohl aber zur Wandbildung, womit wiederum der sukzedane Teilungstypus verkörpert ist. Zu einer Vakuolenbildung zwischen den beiden Tochterzellen, wie ich es bei Apocynum cannabinum beobachten konnte, kommt es hier nicht. Die beiden Spindeln der homöotypischen Teilung, die sich deutlich durch ihre fädige Struktur von dem inzwischen gekörnt wabig gewordenen Zytoplasma abheben, verlaufen meist parallel. Durch diese zweite Teilung, die nach ihrer Telophase wiederum eine Wand ausbildet, erhält man vier Zellen, die von der Membran der Pollenmutterzelle umgeben werden. Diese bleibt hier bis zur völligen Reife erhalten. Das Pollenkorn wird im Laufe der Entwicklung dreikernig. Die Teilungsschritte verlaufen genau so, wie ich es bereits bei den anderen Arten geschildert habe. Ich kann deshalb auf die Beschreibung verzichten. Die Bestäubung erfolgt auch hier im Tetradenstadium (Mikrophoto 5). *Schumann (1897)* weist auf die Tetradenform nur bei der Gattung Condylocarpus hin, während *Woodson (1930)* dieselben ebenfalls bei einigen Apocynumarten beschreibt.

Die Tapetenzellen werden hier besonders gut ausgebildet, was sich an ihrer Größe und besseren Tingierbarkeit der Kerne zu erkennen gibt. Während der heterotypischen Teilung beginnen allmählich die Kerne zu degenerieren und die Wände sich aufzulösen. Ihr Inhalt legt sich dann später um die junge Tetrade, so daß sie somit ein Periplasmodium bilden. In reifen Antheren ist nichts mehr von ihnen zu finden. Ihr Vorhandensein dient auch hier zum größten Teil dem Aufbau harzartiger Substanzen.

Die weibliche Haploidgeneration von Apocynum androsaemifolium zeigt in der tenuinuzellaten unitegminaten Samenanlage ein ein-zweizelliges Archespor. In Figur 95 sieht man zwei Embryosackmutterzellen, die aus den letztgenannten ohne Abgabe einer Deckzelle hervorgegangen sind. Ihre Entwicklung ist ziemlich weit vorgeschritten und zeigt Unregelmäßigkeit. Während sich die eine Zelle bereits im Diakinesestadium befindet, hat die andere erst die Synapsis erreicht. In späteren Stadien fand ich nie mehr zwei Zellen. Es ist also anzunehmen, daß eine Zelle nach dem Synapsisstadium degeneriert. Figur 97 zeigt eine Embryosackmutterzelle, ringsum umgeben von der Nuzellusepidermis. Ihre Kerne sind gut tingiert und dadurch deutlich von dem anderen Gewebe zu unterscheiden. Man kann weiter deutlich den Ansatz des zunächst nur sehr schwach ausgebildeten Integumentes beobachten, das auch hier später keine Tapetenschicht ausbildet. Die Zellen, die ich in Figur 98 auf die degenerierenden Nuzelluszellen gezeichnet habe, sollen nur den Anschluß an das Integument zeigen.

Hat die Embryosackmutterzelle ihre definitive Größe erreicht, setzt die allotypische Teilung ein. In ihrem Verlauf werden vier Makrosporen gebildet, von denen sowohl die chalazale als auch die mikropylare den primären Embryosack bilden können, während die drei anderen degenerieren. Es scheint bis zu dem völligen Verschwinden eine längere Zeit notwendig zu sein. Während in Figur 98 die Nuzelluszellen vollkommen erhalten sind, zeigt Figur 99 bereits nach Wegfall zweier Makrosporen diese in Degeneration.

Der erste Teilungsschritt der mikropylaren oder chalazalen Makrospore bildet den zweikernigen Embryosack (Figur 100). Die gebildeten Kerne gruppieren sich allmählich so, daß einer in den mikropylaren, der andere in den chalazalen Teil gelangt. Kurz darauf erfolgt der zweite Teilungsschritt zum vierkernigen Embryosack. Auf diese Weise liegt stets ein Kernpaar in der eben beschriebenen Lage. In einem günstigen Präparat gelang es mir, im folgenden die nächste Teilung zum achtkernigen Embryosack in ihrer Endphase zu beobachten (Figur 102). Die Spindelfasern waren noch recht gut erhalten. Sie differenzierten sich deutlich von dem körnigen Plasma, in dem sie lagen. Die gebildeten Tochterkerne waren vollkommen gleichmäßig entwickelt, keiner von ihnen zeigte irgendeine andere Besonderheit. Ich legte mir wegen dieser eigenartigen Tendenz die Frage vor, welche von den besonders an der Mikropyle gebildeten Kernen übernehmen einmal die Funktion der Synergiden, Eizelle und Polkern. Ich kam dabei zu folgendem Schluß: Die ersten Kernwanderungen, die ich in späteren Stadien beobachtete, ließen sich immer auf die Spindellage in Figur 102 zurückführen. Dabei war die Gruppierung so geworden, daß die beiden Synergiden beziehungsweise der Ei- und Polkern nie zu einer Spindel gehörten, sondern daß vielmehr die zwei obersten in Figur 102 gezeichneten Kerne beider Spindeln die Synergiden und die zwei unteren Ei- und Polkerne bildeten. Daraus ergab sich, daß also weder die Synergiden noch Ei- und Polkern Schwesterzellen sein können. Mit dieser Feststellung konnte ich die von *Schürhoff (1919)* aufgestellte These bestätigen.

Nach der Befruchtung des reifen Embryosackes kommt es auch hier zur Bildung von nuklearem Endosperm, das sehr bald wieder verschwindet. Aus der befruchteten Eizelle geht durch zweimalige Teilung ein vierzelliger Embryo hervor.

Apocynum venetum L.

Als erstes Stadium der Reifeteilung des männlichen Archespors beobachtete ich die Synapsis. Figur 104 zeigt, daß das kleine Kernkörperchen, dem die Schlingen des Chromatinfadens dicht anliegen, noch gut erhalten ist. Die Pollenmutterzellen befinden sich hier zunächst alle in einem zusammenhängenden, reich mit körnigem Plasma gefüllten Gewebekomplex. Beim Eintritt in die Diakinese aber lösen sich die Zellen voneinander und werden, während sie sich abrunden, frei. Aus dem aufgelösten Fadenknäuel differenzieren sich sehr bald die Chromosomen, die zunächst gepaarte Anordnung erkennen lassen, später sich aber wesentlich verkürzen, verdicken und dann eine intensive Färbung zeigen. Dieses Stadium eignete sich am besten zur Zählung. Sie ergab wiederum die Grundzahl 8 (Figur 105). Nach Ausbildung der Spindel im Zytoplasma nimmt die heterotypische Teilung ihren Fortgang. Die Chromosomen durchlaufen die Meta- und Anaphase (Figur 106 und 107) und bilden an den Polen die Interkinesekerne, wie es Figur 108 zeigt. Die Spindelfasern heben sich inzwischen von dem schaumig-netzartig gewordenen Zytoplasma deutlich ab. Bald kommt es zur Ausbildung eines Phragmoplasten, der zwischen den entstandenen Tochterkernen eine Wand anlegt. Bei der nun einsetzenden homöotypischen Teilung ist auffällig, daß die beiden Zellen vollkommen voneinander getrennt sind (Figur 109 und 110). Trotzdem aber werden ihre Teilungsfiguren ganz gleichmäßig angelegt. Jede von ihnen bildet nach erneuter Wandbildung zwei Tochterzellen aus, so daß auf diese Weise eine vierzellige Pollenmutterzelle entsteht. Ihre Teilung erfolgt also sukzedan. Die Tetraden werden über das einkernige Vakuolenstadium (Figur 111) bis zur völligen Reife von der Membran der Pollenmutterzelle umgeben. Die Tapetenzellen haben inzwischen nach genau den gleichen Erscheinungen wie bei Apocynum cannabinum und androsaemifolium ein Periplasmodium gebildet. Die Exine des einzelnen Pollenkorns wird wieder sehr stark ausgebildet. Sie erscheint vollkommen glatt und zeigt erst in sehr späten Stadien drei kleine Unterbrechungen durch die Austrittsstellen für den Pollenschlauch.

Bemerkenswert bei der Entwicklung des einzelnen Pollenkorns ist die Tatsache, daß es nicht die Faltungsstadien durchmacht, sondern vielmehr nach geringer Größenzunahme, die hier in gar keinem Verhältnis zu Nerium oleander und den Vertretern der Echitoideae steht, sehr bald in das Vakuolenstadium übergeht. Hier liegt der verhältnismäßig große primäre Pollenkern dicht

der Wand an. In normaler Weise erfolgt nun durch zweimalige Teilung die Ausbildung zweier Spermakerne.

Bei der Untersuchung der weiblichen Haploidgeneration traf ich in der unitegminaten, tenuinuzellaten Samenanlage ein ein- bis zweizelliges Archespor an. Ohne Abgabe einer Deckzelle kommt es sehr bald zur Entwicklung zweier Embryosackmutterzellen, von denen eine, noch bevor die Reifeteilung ihren Anfang nimmt, degeneriert. Im Synapsisstadium der Embryosackmutterzelle, welches das gewohnte Bild zeigt, sieht man deutlich die sie umgebende einschichtige Nuzellusepidermis. Das Integument ist von dem Nuzellusgewebe deutlich getrennt. Man kann seinen Verlauf insofern gut verfolgen, als die Nuzelluszellkerne gut tingiert sind.

Von den durch die allotypischen Teilungen gebildeten vier Makrosporen können sich sowohl die chalazale als auch die mikropylare zum Embryosack entwickeln. Die Degeneration der drei anderen Makrosporen ist bald vollzogen. Im Stadium des zweikernigen Embryosackes, der durch Teilung des primären Embryosackkerns entstanden ist, sind sie nicht mehr zu finden. Die drei Teilungsschritte bis zum achtkernigen Embryosack verlaufen normal. Auch dieser zeigt das gewohnte Bild. Nach der Chalaza zu ist er etwas in die Länge gestreckt. Die beiden Synergidenzellen an der Mikropyle sind sehr klein, unter ihnen liegt die Eizelle. In der Mitte des Embryosackes befinden sich die beiden Polkerne, nur von wenig Plasma umgeben. Vor der Befruchtung verschmelzen sie miteinander. Im basalen Teil liegen die drei kurzlebigen Antipoden. Durch die Befruchtung entsteht aus der Eizelle der Embryo und aus den Polkernen nukleäres Endosperm.

Zytologische und systematische Auswertung der Ergebnisse.

Nach den Untersuchungen der einzelnen Arten ergibt sich zusammenfassend für die männliche und weibliche Haploidgeneration folgendes Bild.

Bei Längsschnitten durch eine junge Anthere kann man schon sehr frühzeitig beobachten, wie sich die Pollenmutterzellen, aus sporogenem Gewebe entstanden, durch ihre bedeutende Größe, ihren stärker tingierbaren Plasmareichtum sowie ihre größeren Kerne deutlich von den rein somatischen Zellen abheben. Ihr Zytoplasma ist feinkörnig und zeigt keine Vakuolen. Schon nach verhältnismäßig kurzer Zeit gehen sie in das wichtige

Stadium der Synapsis über. Sein Höhepunkt zeigt eine Verklumpung der beiden verschmolzenen Fadensysteme, auf deren Oberfläche, wie *Strasburger* angibt, die chromatische Substanz der Kerne verteilt liegt. Auf Grund des eigenartigen Aussehens hat man früher angenommen, daß es sich um ein durch die Fixierung geschaffenes Kunstprodukt handele. Doch *Sargant (1897)* gelang es, das Stadium der Synapsis im Leben zu beobachten. Wegen seiner immer wiederkehrenden stets gleichmäßigen Erscheinung ist es wohl auch kaum als ein solches zu bezeichnen. Bemerkenswert ist die Tatsache, daß die Pollenfächer in ihren Zellen bis zum Synapsisstadium immer die gleiche Entwicklungsstufe zeigen. Später tritt dann eine zeitliche Differenz in der Entwicklung ein. So kommt es vor, daß ein Antherenfach bereits Tetraden ausgebildet hat, während in einem anderen die Reduktionsteilung erst einsetzt. Die Synapsis verharrt eine ganze Weile, ehe es zu einer Auflösung des Spirems kommt. In sehr vielen Präparaten konnte ich sie antreffen. Es erfolgt nun zunächst eine Wiedertrennung der zwei früher verschmolzenen Fäden. Diese füllen hier den zur Verfügung stehenden Kernraum fast lückenlos aus. *Gregoire* nennt dieses Stadium Sprepsinema. Allmählich differenzieren sich die Doppelchromosomen oder Gemini, dessen Glieder, wie heute allgemein angenommen wird, von einem mütterlichen und väterlichen Chromosom stammen. Haben sich diese bis zu einem bestimmten Grad verdickt beziehungsweise verkürzt und an der Kernwand verteilt, ist das Stadium der Diakinese erreicht. Es zeigt gut tingierte Körper. Kurz nach ihrer Bildung kann man die homologen Chromosomen noch sehr gut erkennen. Zum Teil liegen sie parallel oder aber sind mit ihren Enden vereinigt, so daß dadurch eine V-förmige Gestalt entsteht. Später findet man sie nicht mehr getrennt, sondern sie erscheinen rund oder wenig gestreckt. Der kleine Nukleolus, der sowohl im Synapsisstadium als auch in der frühen Diakinese gut erhalten ist, zeigt späterhin Degenerationserscheinungen, um allmählich ganz zu verschwinden. Die Diakinese eignet sich am besten zur Zählung der Chromosomen. Als Grundzahl für alle von mir untersuchten Arten konnte ich die Haploidzahl 8 feststellen. Bei Vinca minor und Rhazya zählte ich 16. Diese Konstanz der Zahlen kann als ein wichtiges Familienmerkmal gewertet werden. Jedoch irgendwelche phylogenetischen Schlüsse aus dieser Tatsache zu ziehen, erscheint mir verfehlt. Erstens schwankt schon die Zahl innerhalb einer Unterfamilie. Ferner kann man nicht behaupten, ob die Grundzahl oder ein Vielfaches jeweilig als primitiv anzusehen ist. Bastardierung oder Parthenogenese, für die auch öfter multiple Chromosomenzahlen angegeben werden, ist bei den genannten Pflanzen ausgeschlossen.

Während die Pollenmutterzellen bis zum Synapsisstadium einen zusammenhängenden Gewebekomplex bilden, haben sie sich bei dem Übergang in die Diakinese, bedingt durch das Wachstum der Anthere, allmählich nach Auflösung der Mittellamelle und Abrundung der Zellwände voneinander gelöst. Sie liegen nunmehr frei im Raum verteilt. Im Zustand der Diakinese scheint der Kern nicht lange zu verweilen. Man findet das Stadium im Verhältnis zu anderen relativ selten. Es kommt vielmehr innerhalb des Zytoplasma sehr bald zunächst zur Anlage einer multipolaren Kernspindel, die die Chromosomenpaare erfaßt, zur Kernplatte anordnet, um dann in die bipolare Spindel überzugehen. Jedes Glied des Chromosomenpaares wird nun von den Spindelfasern nach der entgegengesetzten Richtung gezogen, das heißt, die Hälfte der ursprünglichen Chromosomen wird auf die Tochterkerne verteilt. Damit hat die erste der allotypischen Teilungen, nämlich die Reduktionsteilung, ihren Zweck erfüllt. Die Teilungsfiguren sind bei allen untersuchten Pflanzen normal. Weiter konnte ich beobachten, daß die Chromosomen in den Tochterkernen bei allen ihre scharfe Kontur beibehalten. Zum Teil erscheinen sie etwas in die Länge gestreckt (Figur 5). Es war mir in diesem Stadium, das man als Interkinese bezeichnet, immer erneut möglich, die Chromosomenzahl festzustellen. Die gebildeten Tochterkerne sind nicht als Ruhekerne aufzufassen. Es setzt vielmehr sofort die homöotypische Teilung ein. Sie verläuft normal. Die Teilungsfiguren liegen meist parallel, in seltenen Fällen kreuzen sie sich. Ihr Produkt ist die Bildung einer Tetrade.

War bis zu dem Interkinesestadium der Entwicklungsverlauf aller Arten vollkommen gleichmäßig, so tritt nach ihr folgende Unregelmäßigkeit auf: Haben die Chromosomen in der heterotypischen Teilung die Pole der Spindeln erreicht, kommt es bei Vinca minor, Vinca major und den drei Apocynumarten zur Ausbildung eines Phragmoplasten und damit zu einer Wandbildung. Nach der homöotypischen Teilung tritt ebenfalls noch einmal dieselbe Erscheinung auf. Die Tetradenteilung folgt dementsprechend bei den genannten Pflanzen dem sukzedanen Tetradenteilungstypus, wie er für die Monocotylen an sich charakteristisch ist. Er wird allgemein als primitiv gewertet. Die Entwicklung bei Rhazya, Amsonia und Nerium oleander verläuft dagegen so, daß nach der Endphase der heterotypischen Teilung die Zentralspindelfasern schwinden, ohne daß es zur Ausbildung eines Phragmoplasten kommt. Nach dem zweiten Teilungsschritt liegen die vier gebildeten Kerne zunächst frei, später aber setzt, zum Teil unter Heranziehung der vorher ausgebildeten Phragmoplasten, von außen nach

innen gehend, Zellwandbildung ein. Es kommt nun zur zentripetalen Einschnürung des Plasmas, wodurch vier voneinander getrennte Zellen entstehen. Diese Tetradenteilung stellt den simultanen Furchungstypus dar. *Schürhoff* faßt diese Art als eine Unterabteilung des simultanen Typus auf, der in der Hauptsache bei den Dicotylen vorkommt und allgemein für progressiv gehalten wird. Da er bei den Apocynaceen in beiden Unterfamilien anzutreffen ist, ist eine Umstellung auf Grund dieser Progression unnötig. Die Entwicklungstendenz innerhalb einer Pflanzengruppe aber erscheint mir schon einer Beachtung wert zu sein.

Noch werden die Tetraden von der Membran der Pollenmutterzellen zusammengehalten. Allmählich aber verschleimt sie, löst sich auf und die einzelnen Zellen werden frei. Eine Ausnahme hierbei bilden die drei Apocynumarten, bei denen die Tetrade bis zur vollkommenen Reife der Pollen erhalten bleibt und als solche auch verstäubt wird. Ihre Entwicklung verläuft bis zum Vakuolenstadium nur insofern anders, als die Pollen nicht die Faltungsstadien durchmachen. In jungen Tetraden ist ein Kern nur sehr schwer zu unterscheiden. Allmählich, wenn die Zellen eine geringe Größenzunahme erfahren haben, wird er deutlicher sichtbar. Er ist dann meist schon wandständig und nur von wenig Plasma umgeben. In der Mitte hat sich eine große Vakuole gebildet. Zu gleicher Zeit erfolgt die Ausbildung der Exine, was an der stärkeren Färbbarkeit deutlich zu erkennen ist. Sie ist einschichtig und ihre Außenwand zunächst vollkommen ohne irgendwelche Unebenheiten. Erst in späten Stadien erscheinen drei winzige Unterbrechungen für die Austrittsstellen des Pollenschlauches.

Die Pollenkörner der anderen Arten zeigen, zum Teil durch die tetraedrische Lage in der Tetrade bedingt, zunächst ein ganz unregelmäßiges Aussehen. Nach einer Weile blähen sie sich auf und wachsen zu mindestens dreifacher Größe ihrer ursprünglichen Gestalt heran. Sie stehen damit in gar keinem Verhältnis zu den Apocynum-Arten. In ihrem Innern entsteht eine große Vakuole mit zytoplasmatischem Wandbelag, in welchem der primäre Pollenkern eingebettet liegt. Noch bevor das Pollenkorn seine definitive Größe erreicht hat, wird eine ein- bis zweischichtige Exine angelegt. Die äußere erscheint immer körnig granuliert, während die innere stäbchenförmig ist. Sehr bald wird sie von den Austrittsstellen unterbrochen.

Hat sich das Pollenkorn allmählich mit Zytoplasma gefüllt, teilt sich der primäre Kern und gibt die Antheridiummutterzelle ab. Sie liegt zunächst uhrglasförmig der Wand an und wandert dann allmählich in die Mitte. Vorübergehend konnte ich eine Zell-

wand zwischen beiden Kernen beobachten. Der vegetative Kern zeigt einen sehr gut ausgebildeten großen Nukleolus, während der generative nukleolenfrei ist. Der Größenunterschied zwischen ihnen ist nicht allzu erheblich. Es gelingt aber in jedem Fall, den ca. ¼mal größeren vegetativen zu erkennen. Kurz vor der Keimung des Pollens teilt sich der generative Kern und liefert zwei Spermazellen, die nach der Bildung ihr eigenes Zytoplasma bewahren bzw. Spermakerne bei Vinca major und den Apocynum-Arten. Eventuell angelegte Wände und eigenes Plasma schwinden sehr bald, so daß das spezielle Plasma der generativen Zellen bei der Befruchtung keine Rolle mehr spielen dürfte. Ich möchte in diesem Zusammenhang für die Spermazellen auf die Arbeit von *Finn (1928)* verweisen und deshalb auf eine nähere Beschreibung verzichten. Es wäre nur eine Wiederholung. Die Ansicht aber, wie es in der Zusammenfassung der Arbeit heißt, daß der Bildung von Spermazellen ein großes Familien- bzw. Reihenmerkmal beizumessen ist, kann ich nach meinen Untersuchungen nicht teilen. *Piech (1924)* wies zum Beispiel ebenfalls nach, daß bei Scirpus lanustris L. stets zwei nackte Spermakerne vorhanden sind, während bei Scirpus paluster L. stets zwei spindelförmige oder kugelige Spermazellen gebildet werden. Es zeigt sich also, daß damit schon nächstverwandte Arten die beiden verschiedenen Typen aufweisen können.

Die Dreikernigkeit der Pollenkörner, die ich bei allen untersuchten Arten festgestellt habe, wird von *Schürhoff (1926)* als höchste Entwicklungsstufe oder letzte Progression für das Pollenkorn angesehen: „Entwicklungsgeschichtlich betrachtet stellt die Verlegung der Teilung des generativen Kerns in das Pollenkorn einen weiteren bzw. letzten Schritt in der Richtung vor, die gesamte Ausbildung der Haploidgeneration auf der diploiden zu Ende zu führen. Es handelt sich also bei diesem Merkmal um das letzte Glied einer fortschreitenden Entwicklung."

Im folgenden komme ich zu der Besprechung des Antherentapetums und damit der Periplasmodiumbildung, die ja mit der Erscheinung des dreikernigen Pollenkorns Hand in Hand läuft.

Die Tapetenzellen, die die Innenwand der Antherenfächer bilden, differenzieren sich schon sehr bald durch ihr dichteres Plasma und ihre Größe von den rein somatischen. Noch bevor die Pollenmutterzellen in das Synapsisstadium eingehen, sind die Kerne durch Mitose zwei- bis vierkernig geworden. Bald verschmelzen sie wieder und bilden dann einen größeren, etwas stärker färbbaren Kern aus. Eventuell nunmehr einsetzende Hypertrophie, wie es öfters zum Beispiel bei den Compositen vorkommt, konnte ich auch bei später

degenerierenden nicht beobachten. Zur Zeit der Tetradenteilung nimmt das Periplasmodium seinen Anfang, was an der Desorganisation der Kerne sowie der Auflösung der Zellwände zu erkennen ist. Ihr Inhalt wandert allmählich in das Innere des Pollenfaches und legt sich um die Pollenkörner, um ihnen durch die Austrittsstellen Nahrungsstoffe zukommen zu lassen bzw. bei den Apocynum-Arten zum Teil auch harzartige Substanzen zu erzeugen. Inselartig liegen einzelne Plasmafetzen mit den Kernen im Innern des Pollenfaches, ohne jedoch den Raum jemals lückenlos auszufüllen. In reifen Antheren ist das Plasmodium voilständig resorbiert. Die Periplasmodiumbildung ist gegenüber den intakt bleibenden Tapetenzellen als eine Progression zu werten. Werden doch auf diese Weise den jungen Pollenkörnern am schnellsten die Nährstoffe zugeführt bzw. nutzbar gemacht.

Die weibliche Haploidgeneration zeigt zusammenfassend folgende Merkmale:

Die Samenanlage ist, wie allgemein bei den Sympetalae, tenuinuzellat und von einem Integument umgeben. Bei der Unterfamilie der Plumieroideae konnte ich weiter ein sehr wichtiges Merkmal beobachten, nämlich die Anlage von nur einer unter der Epidermis angelegten Archesporzeile, die sich ohne Teilung in die Embryosackmutterzelle umwandelt. Diese beiden Tatsachen, einzelliges Archespor und die unitegminate Samenanlage, sind unzweideutig als Progression zu werten, wie überhaupt Progressionen ganz besonders in dieser Phase Reduktionserscheinungen sind. Die Pflanze ist bestrebt, die Entwicklungsstufen für die Befruchtung möglichst einfach zu gestalten. Wenn deshalb bei den untersuchten Arten der Echitoideae zweizelliges Archespor angetroffen wurde, dann muß das als Relikt einer früheren Entwicklungsstufe angesehen werden. In zahlreichen Fällen im Pflanzenreich konnte festgestellt werden, daß immer die Tendenz besteht, von der Vielzahl zur Zahlbeschränkung überzugehen. Es spricht ja für die Progression der Einzahl auch weiterhin die Tatsache, daß selbst nach Anlage von mehrzelligem Archespor in den meisten Fällen nur eine die Funktion der Weiterentwicklung übernimmt. Dies konnte auch hier festgestellt werden. Ohne Abgabe von Deckzellen geht das zweizellige Archespor in zwei Embryosackmutterzellen über. Während sich nur eine in normaler Weise zum Embryosack entwickelt, degeneriert die andere sehr bald, spätestens im Synapsisstadium. Die Embryosackmutterzelle fällt besonders durch ihre Größe, den Plasmareichtum und die gute Tingierbarkeit des Kernes auf. Sie wird in allen Fällen von einer einschichtigen Nuzellusepidermis umgeben. Eine Verwachsung dieser Nuzellusepidermis mit dem Inte-

gument, so wie es *Guignard (1917)* besonders bei Apocynum-Arten beschreibt, konnte ich nicht beobachten. Wohl ist es in dem Stadium, in dem das Integument auf gleicher Höhe mit dem Nuzellarhöcker steht, besonders noch bei Schnittführungen, die schräg und nicht genau durch die Mitte einer Samenanlage gehen, schwieriger, eine scharfe Abgrenzung festzustellen. Jedoch ist sie auch da vorhanden und zeigt sich bei der Weiterentwicklung, also bei der allmählichen Überwölbung des Nuzellarhöckers durch das Integument, immer deutlicher. Diese Feststellung ist insofern von Wichtigkeit, als *Schnarf (1931)* durch die erwähnte Arbeit von Guignard bereits die Apocynaceen unter der Rubrik der nackten Samenanlagen anführt. Es heißt da: „Hier mögen schließlich auch die nackten, d. i. integumentlosen Samenanlagen erwähnt werden, die in verschiedenen Verwandtschaftskreisen beschrieben worden sind. Allerdings handelt es sich zum Teil da nicht um wirklich nackte Samenanlagen. So treten, wie Guignard gezeigt hat, in den Familien der Apocynaceae und Asclepiadaceae Samenanlagen auf, bei denen der kleine Nuzellus mit dem Integument völlig verwachsen ist und die daher nackt erscheinen." Die Kappenbildung des Nuzellus über der Archesporzelle, die als Begleiterscheinung mit der Verwachsung auftreten soll, habe ich in meinen eigenen Untersuchungen bereits schon besprochen. Ich konnte feststellen, daß es auch hier an der schrägen Schnittführung gelegen haben muß, so daß einzelne Nuzelluszellen nicht getroffen wurden. Der Beweis konnte mit ihrer Degeneration geführt werden. Die schwarzgefärbten, etwas hypertrophierten Gebilde verliefen rings um den Embryosack.

Die erste wichtige Erscheinung der Reduktionsteilung stellt die Synapsis dar. Auf ihrem Höhepunkt zeigt sie, wie die zusammengeballten Chromatinfäden dicht dem zunächst gut erhaltenen Nukleolus anliegen. Das nächste Stadium bildet die Diakinese. In den meisten Fällen gelang es mir, die in der Mikrogeneration festgestellte Chromosomenzahl 8 bzw. 16 zu bestätigen. Die nun einsetzende heterotypische Teilung verläuft normal. Die Chromosomen, von den Spindelfasern erfaßt, wandern über die Metaphase, Anaphase allmählich an die beiden Pole und bilden hier die Telophase. Nach ihr kommt es zu einer Zellwandbildung. Die Progression der simultanen Wandbildung ist also bei der weiblichen Haploidgeneration noch nicht durchgeführt. Die homöotypische Teilung zeigt außer bei Vinca minor ganz gleichmäßige Entwicklung in den beiden Tochterkernen. Bei Vinca minor ist vielfach eine auffallende Bevorzugung des mikropylaren Kerns schon nach dem ersten Teilungsschritt zu beobachten. Die Entwicklung bis zur Bil-

dung der vier Makrosporen verläuft dann ungleichmäßig (Figur 13). Die mikropylare Makrospore ist es auch, die bei Vinca minor sehr oft zur Initiale des Embryosackes wird. Eine Erscheinung, die besonders für die Oenotheraceen charakteristisch ist und sonst nur in sehr wenigen Fällen angetroffen wird. Bemerkenswert ist noch die Tatsache, daß die vier Makrosporen nicht wie bei der Mikrosporengeneration nebeneinander, sondern stets in einer Reihe untereinander liegen. Vinca major, Rhazya und Amsonia zeigen den Normaltypus. Hier bildet die chalazale Makrospore stets den Embryosack, während bei Nerium oleander und den drei Apocynum-Arten meist die äußere, seltener die innere diese Aufgabe übernehmen können. Man sieht daraus, daß diese Entwicklung großen Schwankungen unterworfen ist. Es ist deshalb sehr schwierig, irgendein bestimmtes Familienmerkmal zu erkennen. Allerhöchstens bei der Unterfamilie der Echitoidiae, die alle dieselbe Erscheinung zeigen. Die Entwicklung der mikropylaren Makrospore zum Embryosack bezeichnet *Schürhoff (1926)* aus folgendem Grund als Progression: „In der Tatsache, daß sich statt der chalazalen Makrospore die mikropylare entwickelt, haben wir eine wesentliche Progression zu sehen. Besonders deutlich ist dies an dem Verhalten der Compositen zu erkennen. Teils entwickelt sich hier die basale, bei anderen Gruppen die mikropylare Makrospore. Dazwischen sind sehr viel Übergänge zu finden, wo bereits die mikropylare Makrospore den definitiven Embryosack bildet, aber die chalazale Makrospore gegenüber den beiden mittleren wesentlich gefördert ist ... Vielleicht hängt die Chalazogamie mit der Ausbildung der basalen Makrospore zusammen, die Porogamie hat möglicherweise einen anregenden Einfluß auf die Entwicklung der mikropylaren Makrospore ausgeübt.“ Nach dieser Deutung ist für die Familie der Apocynaceen anzunehmen, daß sie im Begriff ist, diese Progression durchzuführen.

Die Degeneration der drei Makrosporen erfolgt sehr rasch. Wenn der primäre Embryosackkern durch Teilung den zweikernigen Embryosack gebildet hat, ist nichts mehr von ihnen zu finden. Zu gleicher Zeit setzt die Degeneration der Nuzelluszellen ein. In den meisten Fällen konnte ich die Degeneration bis zum jungen achtkernigen Embryosack verfolgen. Bei Rhazya und Amsonia waren sie bereits im vierkernigen Embryosack resorbiert. Das findet seinen Grund wahrscheinlich darin, daß hier, im Gegensatz zu den anderen Arten, die anschließende Schicht des Integumentes zu einem Tapetum ausgebildet wird. Die Zellen sind hier besonders deutlich sichtbar durch ihre radial in die Länge gestreckte Form. Außerdem sind sie plasmareicher und zeigen einen großen Kern

mit mehreren kleinen Nukleolen. Sie unterscheiden sich dadurch recht deutlich von den anderen normal isodiametrischen Integumentzellen. Nach der Degeneration der Nuzelluszellen liegen sie direkt dem Embryosack an. Die Funktion des Tapetums wird sehr verschieden gedeutet. *Billings (1901)* schreibt ihm eine ernährungsphysiologische Bedeutung zu. Es heißt da: „Das Tapetum dient dazu, Nahrungsmaterial durch Auflösung und Absorption von dem umgebenden Integument zu gewinnen, ohne Rücksicht auf ihre Entstehung aus dem Nuzellus oder dem Integument.“ *Hegelmaier (1889)* kommt auf Grund seiner Beobachtungen zu dem Schluß, daß es vor allem Schutzfunktion besitze. Es soll besonders den jungen Embryo und das Endosperm gegen schädliche chemische Einflüsse schützen, die beim Auflösen der mittleren Integumentschicht durch enzymatische Verbindungen auftreten könnten. Wegen seines großen Plasma- und Chromatinreichtums möchte ich mich der Ansicht *Billings* in jedem Falle anschließen. Daß es als Schutzfunktion besonders gegen chemische Einflüsse dienen soll, müßte wohl erst noch bewiesen werden; denn Pflanzen ohne Tapetum erleiden bei der Ausbildung des Embryo wohl kaum einen Schaden, worauf ich wegen dieser Angabe bei den Apocynaceen besonders achtete.

Das Teilungsprodukt des primären Embryosackkerns ist der zweikernige Embryosack. Er zeichnet sich vor allen Dingen dadurch aus, daß er bei allen Arten immer die große zentral gelegene Vakuole zeigt, die bedingt wird durch das starke Anwachsen in die chalazale Region hinein. Nach der Bildung der Tochterkerne kommt es nie zur Anlage einer Zellwand. Die nun folgende Teilung des zweikernigen Embryosackes erfolgt gleichzeitig. Die vier neugebildeten Kerne zeigen vollkommen gleichmäßiges Aussehen. Ein Kernpaar liegt im mikropylaren, das andere im chalazalen Teil, wiederum durch eine Vakuole getrennt. Die chalazalen Kerne liegen meist untereinander. Es ist anzunehmen, daß entweder die Teilungsspindeln senkrecht aufeinander gestanden haben oder aber, daß das Wachstum in die Chalazaregion die Kerne stark beeinträchtigt. In normaler Weise erfolgt nun der dritte Teilungsschritt zum achtkernigen Embryosack. Es gelang mir, besonders bei Apocynum androsaemifolium, die Entwicklung bis zum befruchtungsfähigen Embryosack durch die Menge der Samenanlagen, die sehr verschiedene Stadien innerhalb des vier- und achtkernigen Embryosackes zeigten, genau zu verfolgen. Bei der Besprechung dieser Pflanze bin ich näher auf die Wanderung und Funktion der einzelnen Kerne eingegangen. Ich kann daher hier darauf verzichten. Der reife Embryosack zeigt bei allen Arten die gleiche Anordnung

der Kerne. Die Synergidenzellen sind langgestreckt. Dicht unter ihnen liegt die durch die Größe ihres Kerns auffallende Eizelle. Die beiden Polkerne in der Mitte des Embryosackes verschmelzen vor der Befruchtung zum sekundären Embryosack. Im basalen Teil, vielfach im Nuzellusgewebe etwas eingesenkt, folgen endlich noch die drei Antipodenzellen.

Ihre Kerne sind sehr klein und liegen meist in Dreieckform, die Spitze nach der Mikropyle zeigend. Ihre Funktion scheint bei allen untersuchten Arten sehr gering zu sein. Es ist kaum anzunehmen, daß sie irgendwelche ernährungsphysiologische Rolle bei der Weiterentwicklung des Embryosackes spielen. Eben angelegt, zeigen sie sehr bald Degenerationserscheinungen, um endlich vor der endgültigen Reife des Embryosackes gänzlich zu verschwinden. In keinem Fall konnte ich Antipodenvermehrung oder Haustorienbildung feststellen.

Aus der Eizelle geht nach der Befruchtung durch erst spät einsetzende zweimalige Teilung ein vierzelliger Proembryo hervor. Der befruchtete sekundäre Embryosackkern dagegen teilt sich sehr rasch und liefert wenigkerniges Endosperm, dessen Kerne ohne Zwischenwände frei am Rande der Embryosackhöhle liegen. Diese wenigen Kerne des nuklearen Endosperms gehen sehr bald zugrunde, zum Teil noch bevor der junge Embryo sich zum erstenmal geteilt hat. Bei allen Arten handelt es sich stets um rein nukleares Endosperm. Varianten, wie Übergänge zum zellularen oder Ausbildung eines Basalapparates bzw. Haustorienbildung, konnten nicht beobachtet werden. Die spärliche Ausbildung des Endosperms läßt nicht darauf schließen, daß ihm eine große ernährungsphysiologische Bedeutung für den Embryo zukommt. Vielmehr übernimmt nach seinem Wegfall der mächtig heranwachsende chalazale Teil mit seinen Leitbündeln diese Aufgabe. Über die Bedeutung des nuklearen Endosperms herrschen sehr verschiedene Ansichten. *Dahlgren (1920)* glaubt, daß er aus dem zellularen entstanden ist. Im Gegensatz hierzu bezeichnet *Schürhoff (1926)* den zellularen Typus als primitiv, den nuklearen aber als abgeleitet mit der Begründung, daß die Ausbildung freier Kerne an den verschiedensten Stellen im Pflanzenreich immer als Progression zu werten ist. Über seine Entwicklung heißt es: „Phylogenetisch müssen wir durchaus annehmen, daß die Tendenz des Endosperms, die zellulare Anlage zu verlassen, erst relativ spät eingesetzt hat, nachdem gewissermaßen die einzelnen Familien sich bereits zu selbständigen Zweigen des Stammbaums entwickelt hatten.“ Sehr viele Beispiele des Pflanzenreichs beweisen diese Ansicht Schürhoffs, der ich mich anschließen möchte. So stellte zum Beispiel *Evans (1919)* bei Pentastemon, einer Scrophulariacee, die sonst

allgemein zelluläres Endosperm haben, fest, daß zunächst freie Kernteilung stattfindet und erst später Wandbildung folgt. Dieselbe Erscheinung zeigen einige Balsaminaceen, Compositen und noch sehr viele andere mehr. Wenn also hier bei den Apocynaceen nur rein nukleäres Endosperm anzutreffen ist, dann kann man diese Tatsache als Progression und die Entwicklung in dieser Richtung als abgeschlossen betrachten.

Es zeigt sich nach dieser Zusammenfassung, daß die Familie der Apocynaceen in ihrer Haploidgeneration eine recht einheitliche Gruppe darstellt. Für ihre hohe Entwicklungsstufe spricht die Dreikernigkeit der Pollenkörner, das damit verbundene Periplasmodium und endlich das rein nukleare Endosperm. Die wenigen niedriger zu bewertenden Entwicklungsstufen werden teilweise schon dadurch überbrückt, daß einzelne Arten die Progression bereits besitzen; so der Übergang vom sukzedanen zum simultanen Tetradenteilungstypus oder vom zwei- zum einzelligen Archespor. Es gilt nun im folgenden noch die Frage zu erörtern, wie ist die Stellung der einzelnen Tribus innerhalb der Familie, bzw. die Stellung der Familie zu der Reihe der Contortae.

Die Einteilung in die zwei Unterfamilien nach dem System Engler läßt sich zytologisch nur in einer Beziehung bestätigen, nämlich, daß die Plumieroideae einzelliges und die Echitoideae zweizelliges Archespor besitzen. In allen anderen zeigen sie dieselbe Entwicklungstendenz: die Chromosomenzahlen sind für alle untersuchten Arten konstant. Daß in zwei Fällen ein Vielfaches von der Grundzahl innerhalb einer Unterfamilie festgestellt wurde, ist, wie ich schon erwähnte, systematisch nicht auszuwerten, da die Bedeutung dieser Tatsache noch nicht geklärt ist. Den simultanen und sukzedanen Teilungstypus finden wir auf beide Unterfamilien verteilt. Gemeinsam und bei allen Arten durchgeführt, finden wir weiter die Erscheinung des Periplasmodiums, die Dreikernigkeit der Pollenkörner, den Normaltypus der Embryosackentwicklung und das nukleare Endosperm. Von der verschiedenen Zahl des Archespors abgesehen, kann man die Unterfamilien als auf vollkommen gleichmäßig hoher Entwicklungsstufe stehend betrachten. Es fehlt jedoch nach all diesem eine wichtige Tatsache, die in diesem Zusammenhang erwähnt werden muß, nämlich die Tetradenpollen der Apocynum-Arten, eine Erscheinung, die man bei den Orchidaceen, Juncaceen, Ericaceen, Empetraceen und bei der den Apocynaceen nahe verwandten Familie der Asclepiadaceen findet. Eine Einteilung nach dieser Richtung in Tetradenpollen und freie Pollen scheint mir hier für die Apocynaceen genau so möglich wie bei den Asclepiadaceen in Tetradenpollen (Periplocoideae) und Pollinien (Cynanchoideae).

Bei einem Vergleich der Charakteristika der Apocynaceen mit den zytologischen Merkmalen der Contortae — soweit hier Angaben vorliegen — bildet vor allen Dingen die Endospermentwicklung einen guten Anhaltspunkt für die Anordnung. Besonders *Hegelmaier* und in jüngster Zeit *Schürhoff (1924, 1927)* haben gezeigt, daß gerade die Endospermverhältnisse sehr gute phylogenetische Schlüsse zulassen.

Nach dem Syllabus von *Engler* und nach *Schürhoff*, Zytologie der Blütenpflanzen, stehen die Oleaceen an erster Stelle. Hier sind die Angaben recht spärlich. Nur für Syringa wird zelluläres Endosperm beschrieben. Bei den Loganiaceen wird für die Unterfamilie Spigelieae für Spigelia nukleäres Endosperm ohne Haustorienbildung angegeben, während in der Unterfamilie der Buddleioideae, Buddleia Lindbergiana *(Dahlgren 1922)* das Endosperm zellulär ist und außerdem im Mikropylarende Haustorien angelegt werden. In der Familie der Gentianaceen finden wir den nukleären Typus sehr verbreitet. Bei Voyria und Voyriella konnte jedoch mit Sicherheit zelluläres Endosperm gefunden werden, ebenfalls bei der Unterfamilie der Menyanthoideae von *Stolt (1921)* bei Menyanthes trifoliata L., Villarsia reniformis R. Br. und Limnanthemum nymphaeoides. In der letzten Familie der Asclepiadaceen wird das Endosperm sowohl zellular als auch nuklear angelegt. Außerdem findet man Suspensorhaustorien. Aus dieser Zusammenstellung ersieht man, daß der Übergang vom zellulären zum nukleären Endosperm in der ganzen Reihe der Contortae allgemein durchgeführt ist. Nur die Apocynaceen haben bis jetzt, wenn spätere Untersuchungen an anderen Arten nichts Gegenteiliges feststellen, rein nukleäres Endosperm. Auf Grund dieser Tatsache könnten sie zytologisch wohl als höchstentwickelte Familie angesehen werden. *Wettstein (1935)* schreibt über die Contortae, daß die Loganiaceen große Ähnlichkeit zu den Rubiaceen besitzen. Dagegen sprechen jedoch die normal ausgebildeten Antipoden, die bei den Rubiaceen allgemein eine besondere Ausbildung erfahren und damit sehr gut charakterisiert sind. Eine Ableitung der Contortae von den Tubiflorae verneint Wettstein. Es heißt da: „die strenge Aktinomorphie des Perianthiums und des Androeceums spricht für eine relativ ursprüngliche Stellung und rechtfertigt auch die Abtrennung der heutigen Contortae von den Tubiflorae."

Nach den weiter bisher vorliegenden zytologischen Angaben über die einzelnen Familien innerhalb der Contortae ein klares Bild zu erlangen, ist recht schwierig. Jedoch bestehen einige Parallelentwicklungen zwischen ihnen, die eine Trennung oder Abspaltung nicht zulassen.

Zusammenfassung.

Die Haploidzahl von Vinca major, Rhazya or., Nerium oleander, Apocynum cannabinum, Apocynum androsaemifolium und Apocynum venetum beträgt 8, von Vinca minor und Amsonia tab. 16.

Die Tetradenteilung erfolgt simultan bei Amsonia tab., Rhazya or. und Nerium oleander; sukzedan bei Vinca minor, Vinca major und den drei Apocynum-Arten.

Die reifen Pollen sind dreikernig; bei Vinca minor, Rhazya or., Amsonia tab. und Nerium oleander treten Spermazellen auf, bei Vinca major und den drei Apocynum-Arten Spermakerne. Der Größenunterschied zwischen den vegetativen und den generativen Kernen ist nicht allzu erheblich.

Apocynum cannabinum, — androsaemifolium, — venetum bilden Tetradenpollen und werden auch als solche verstäubt.

Die Tapetenzellen sind vor der Synapsis zwei- bis vierkernig und verschmelzen später miteinander. Im Stadium des einkernigen Pollenkorns bilden sie ein echtes Periplasmodium.

Die Embryosackentwicklung folgt dem Normaltypus. Die Samenanlage ist unitegmisch tenuinuzellat. Zweizelliges Archespor findet sich bei den drei Apocynum-Arten. Weiter kann bei diesen, Vinca minor und Nerium oleander sowohl die mikropylare als auch die chalazale Makrospore zur Initiale des Embryosackes werden. Nur Rhazya und Amsonia besitzen ein gut ausgebildetes Integumenttapetum. Die Antipoden sind kurzlebig. Mehrkernigkeit konnte in keinem Fall beobachtet werden. Die Befruchtung erfolgt normal. Das Endosperm ist bei allen Arten nukleär. Zu späterer Zellwandbildung bzw. Anlage eines Haustoriums kommt es nicht. Es ist vielmehr sehr bald aufgezehrt. Aus der befruchteten Eizelle geht ein Embryo hervor, der sich erst spät zu teilen beginnt und dann einen kleinen vierzelligen Embryo ausbildet.

Die Stellung der Apocynaceen innerhalb der Contortae müßte nach den bisher vorliegenden zytologischen Untersuchungen als höchstentwickelte Familie an das Ende der Reihe gestellt werden. Es spricht hierfür vor allen Dingen das rein nukleare Endosperm, das sonst in keiner Familie so gleichmäßig durchgebildet ist. Bei der nahe verwandten Familie der Asclepiadaceen finden wir den Übergang vom zellulären zum nukleären Endosperm. Gemeinsam haben sie teilweise als besonders charakteristisch die Pollentetraden, den sukzedanen Teilungstypus und die Spermazellen. Sie stehen damit in so naher Beziehung, daß, wenn man sie nicht auf einen Nenner schreiben will, sie zumindest als sehr nahe verwandt oder besser auf gleich hoher Entwicklungsstufe stehend, bezeichnen muß.

Vinca minor.

Vergr.: Abb. 1: 420 : 1; Abb. 2—7: 900 : 1; Abb. 8, 11—14: 420 : 1; Abb. 9: 900 : 1; Abb. 10: 280 : 1.

Abb. 1: Synapsis der P.M.Z. — Abb. 2: Metaphase. — Abb. 3: Diakinese. — Abb. 4 u. 5: Interkinese. — Abb. 6: Telophase der heterot. Teilung. — Abb. 7: Phragmoplastenbildung. — Abb. 8: Pollentetrade. — Abb. 9: Dreikerniges Pollenkorn. — Abb. 10: Periplasmodium. - Abb. 11: E.M.Z. Pachynema. — Abb. 12: Dyade. Abb. 13: Metaphase und Telophase der heterotyp. Teilung. — Abb. 14: Makrosporentetrade.

Vinca minor.

Vergr.: Abb. 15: 420 : 1; Abb. 16 u. 18: 280 : 1; Abb. 17: 155 : 1.

Abb. 15: Zweikerniger Embryosack. — Abb. 16: Achtkerniger Embryosack. — Abb. 17: Reifer Embryosack. — Abb. 18: Nukleares Endosperm.

Vinca major.

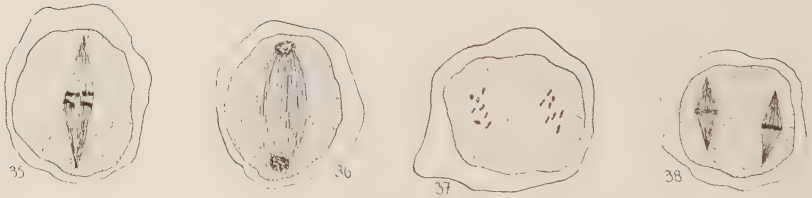
Vergr.: Abb. 19: 280 : 1; Abb. 20—24, 26: 900 : 1; Abb. 25: 280 : 1.

Abb. 19: Synapsis der P.M.Z. — Abb. 20: Diakinese. — Abb. 21: Anaphase. — Abb. 22: Interkinese. — Abb. 23 u. 24: Metaphase der heterotyp. Teilung. — Abb. 25: Pollentetrade. — Abb. 26: Einkerniges Pollenkorn.

Vinca major.

Vergr.: Abb. 27: 900 : 1; Abb. 28—33: 420 : 1; Abb. 34: 280 : 1.

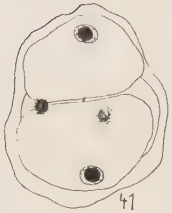
Abb. 27: Dreikerniges Pollenkorn. — Abb. 28: E.M.Z. Synapsis. — Abb. 29: E.M.Z. — Abb. 30: Metaphase der heterotyp. Teilung. — Abb. 31: Makrosporentetrade. — Abb. 32: Zweikerniger Embryosack. — Abb. 33: Achtkerniger Embryosack. - Abb. 34: Vierzelliger Proembryo und nukleares Endosperm.



Rhazya or.

Vergr.: Abb. 35—38: 900 : 1.

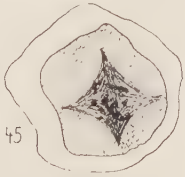
Abb. 35: Metaphase. — Abb. 36: Telophase. — Abb. 37: Interkinese. — Abb. 38: Metaphase der heterotyp. Teilung.



Rhazya or.

Vergr.: Abb. 39—43: 900 : 1.

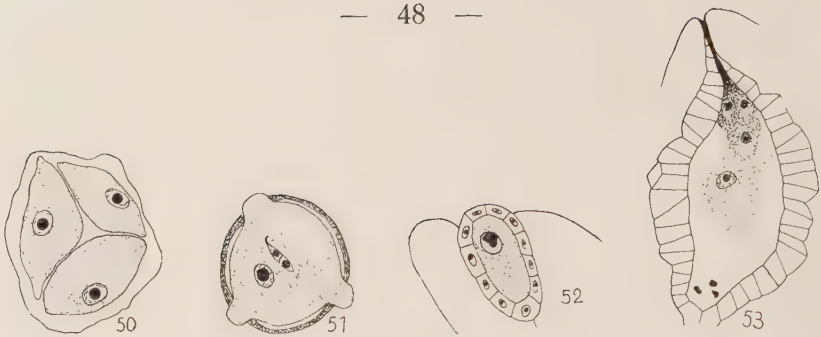
Abb. 39: Metaphase der heterotyp. Teilung. — Abb. 40: Anaphase der heterotyp. Teilung. — Abb. 41: Pollentetrade. — Abb. 42: Dreikerniges Pollenkorn. — Abb. 43: E.M.Z. Synapsis.



Amsonia tab.

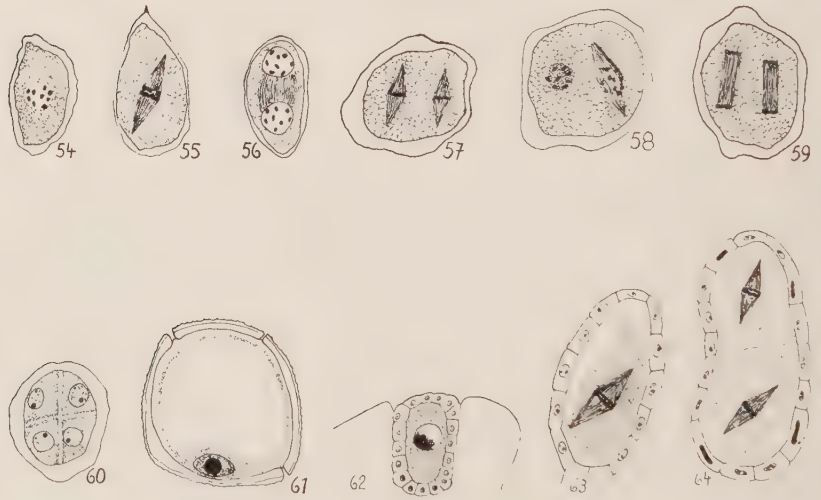
Vergr.: Abb. 44—49: 900 : 1.

Abb. 44: Diakinese. — Abb. 45: Bipolare Spindelbildung. — Abb. 46: Metaphase. — Abb. 47: Interkinese. — Abb. 48 u. 49: Metaphase der heterotyp. Teilung.



Amsonia.

Vergr.: Abb. 50 u. 51: 900 : 1; Abb. 52: 420 : 1; Abb. 53: 280 : 1.
Abb. 50: Pollentetrade. — Abb. 51: Dreikerniges Pollenkorn. — Abb. 52: E.M.Z. Synapsis. — Abb. 53: Reifer Embryosack.



Nerium oleander.

Vergr.: Abb. 54—61, 63 u. 64: 900 : 1; Abb. 62: 420 : 1.
Abb. 54: Diakinese. — Abb. 55: Metaphase der heterotyp. Teilung. — Abb. 56: Interkinese. — Abb. 57 u. 58: Metaphase der heterotyp. Teilung. — Abb. 59: Telophase der heterotyp. Teilung. — Abb. 60: Pollentetrade. — Abb. 61: Einkerniges Pollenkorn. — Abb. 62: E.M.Z. Synapsis. — Abb. 63: Metaphase der homöotyp. Teilung. — Abb. 64: Metaphase der heterotyp. Teilung.

Nerium oleander.

Vergr.: Abb. 65 u. 67: 280 : 1; Abb. 66: 155 : 1.

Abb. 65: Makrosporentetrade. — Abb. 66: Reifer Embryosack. — Abb. 67: Einzelliger Embryo und nukleares Endosperm.

Apocynum cannabinum.

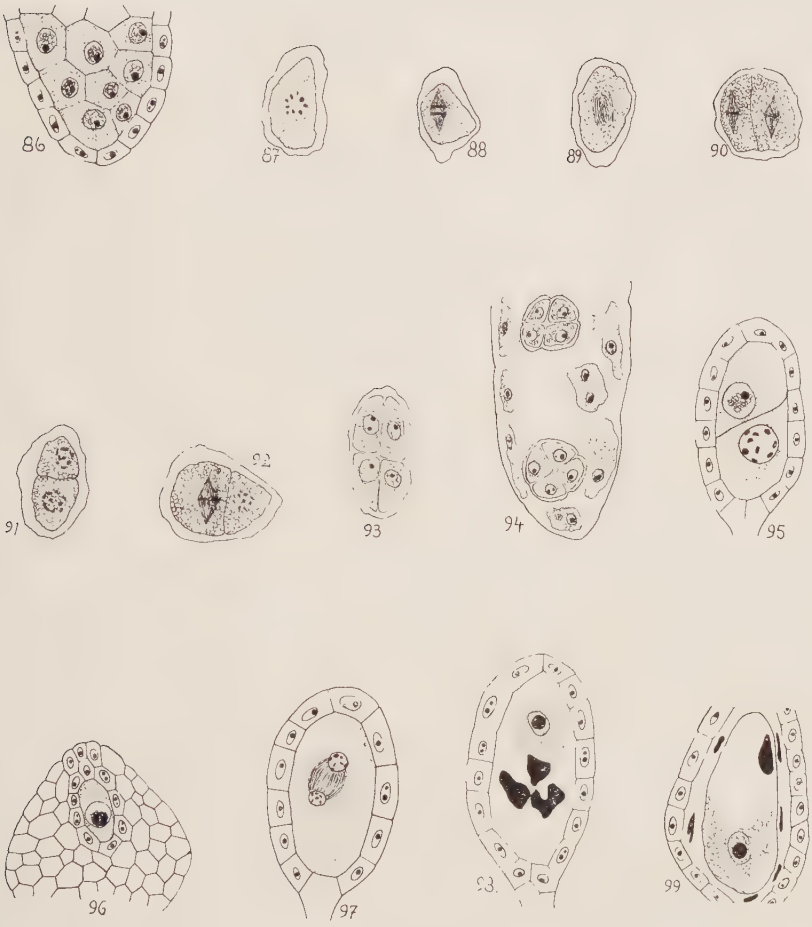
Vergr.: Abb. 68—75: 900 : 1; Abb. 76: 280 : 1.

Abb. 68: Diakinese. — Abb. 69: Telophase. — Abb. 70: Interkinese. — Abb. 71: Metaphase der heterotyp. Teilung. — Abb. 72, 73 u. 74: Telophase der heterotyp. Teilung. — Abb. 75: Dreikerniges Pollenkorn. — Abb. 76: Periplasmodium.

Apocynum cannabinum.

Vergr.: Abb. 77 u. 82—84: 420 : 1; Abb. 78—81: 900 : 1; Abb. 85: 280 : 1.

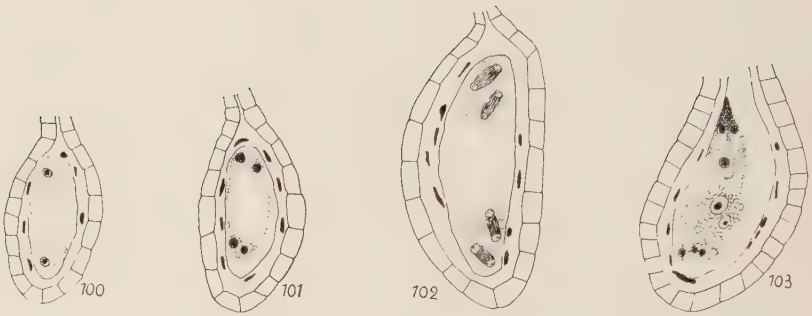
Abb. 77: E.M.Z. — Abb. 78: Zweizelliges Archespor, eine Zelle in Degeneration. Abb. 79: Diakinese. — Abb. 80: Dyade. — Abb. 81: Anaphase der heterotyp. Teilung. Abb. 82: Zweikerniger Embryosack. — Abb. 83: Vierkerniger Embryosack. — Abb. 84: Achtkerniger Embryosack. — Abb. 85: Nukleares Endosperm.



Apocynum androsaemifolium.

Vergr.: Abb. 86: 280 : 1; Abb. 87—92, 95, 97—99: 900 : 1;
Abb. 93, 94, 96: 420 : 1.

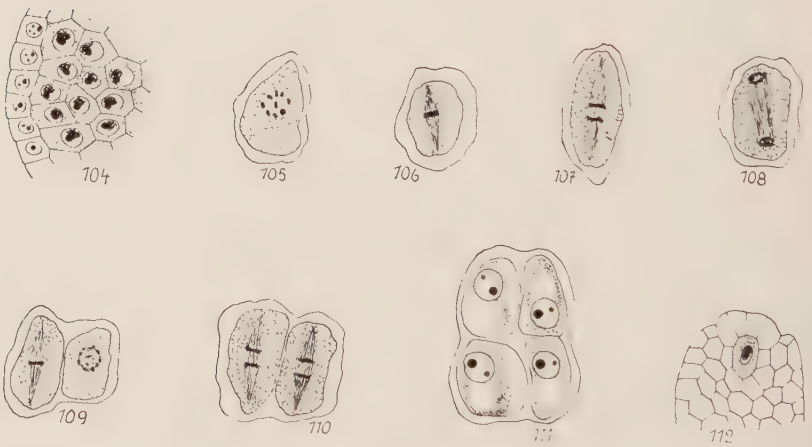
Abb. 86: Strepsinema. — Abb. 87: Diakinese. — Abb. 88: Anaphase der homöotyp. Teilung. — Abb.89: Telophase der homöotyp. Teilung. — Abb. 90, 91 u. 92: Metaphase der heterotyp. Teilung. — Abb. 93: Pollentetrade. — Abb. 94: Periplasmodium. — Abb. 95: Zweizelliges Archespor. — Abb. 96: E.M.Z. Synapsis. — Abb. 97: Dyade. — Abb. 98: Makrosporentetrade. — Abb. 99: Einkerniger Embryosack.



Apocynum androsaemifolium.

Vergr.: Abb. 100, 101, 103: 420 : 1; Abb. 102: 550 : 1.

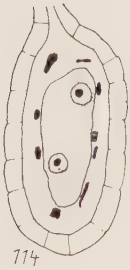
Abb. 100: Zweikerniger Embryosack. — Abb. 101: Vierkerniger Embryosack. — Abb. 102: Teilungsstadium zum achtkernigen Embryosack. — Abb. 103: Achtkerniger Embryosack.

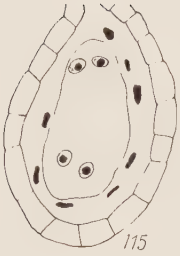


Apocynum venetum.

Vergr.: Abb. 104 u. 112: 420 : 1; Abb. 105—111: 900 : 1;

Abb. 104: Synapsis der P.M.Z. - Abb. 105: Diakinese. — Abb. 106: Metaphase der homöotyp. Teilung. — Abb. 107: Anaphase der homöotyp. Teilung. — Abb. 108: Telophase der homöotyp. Teilung. — Abb. 109: Metaphase der heterotyp. Teilung. - Abb. 110: Anaphase der heterotyp. Teilung. — Abb. 111: Pollentetrade. — Abb. 112: E.M.Z. Synapsis.

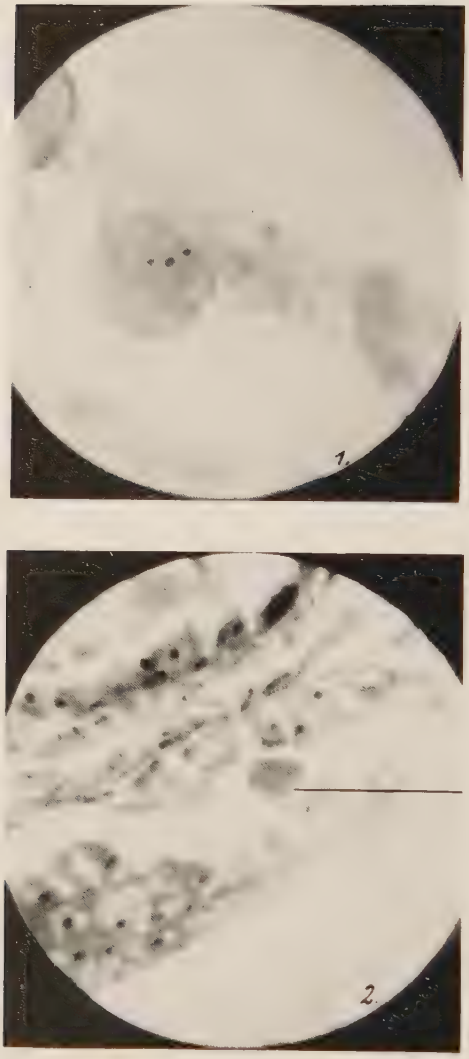




Apocynum venetum.

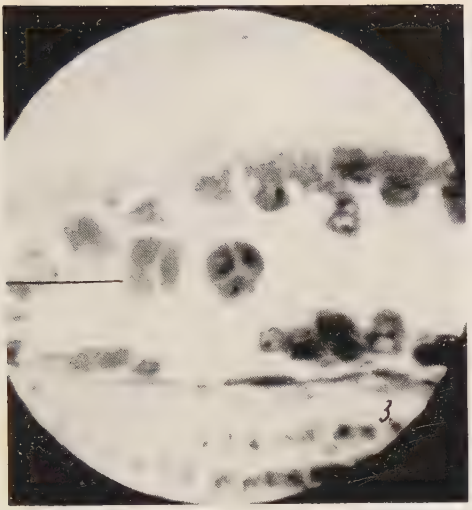
Abb. 113—115: 550 : 1; Abb. 116: 280 : 1.

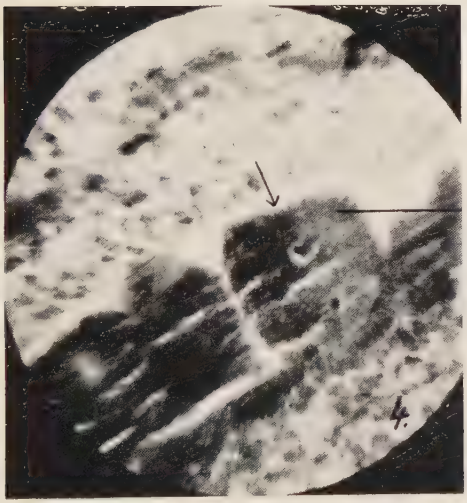
Abb. 113: Makrosporentetrade. — Abb. 114: Zweikerniger Embryosack. — Abb. 115: Vierkerniger Embryosack. — Abb. 116: Achtkerniger Embyosack.



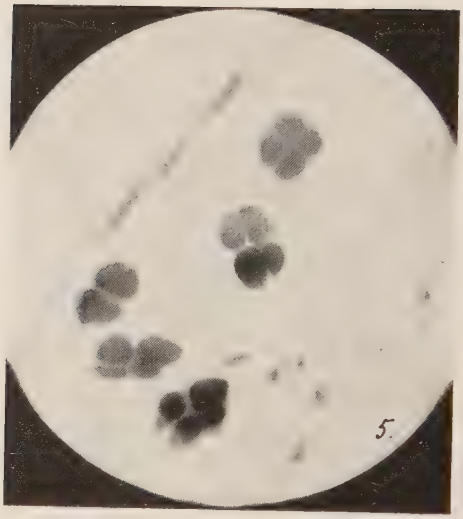
Mikrophotographien.

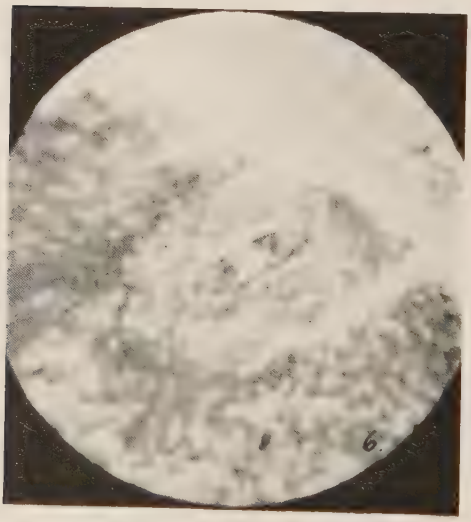
1. Vinca major: Dreikerniger Pollen.
2. Vinca minor: Interkinese; sukzedane Teilung.



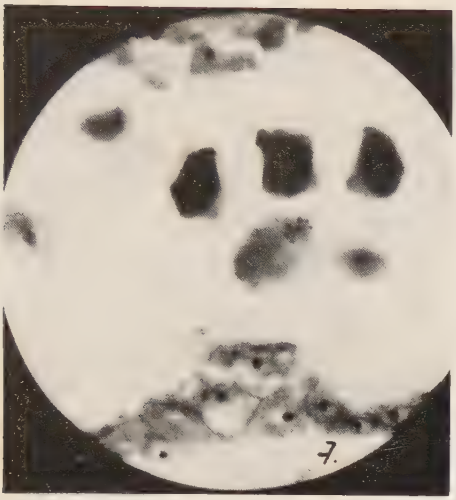


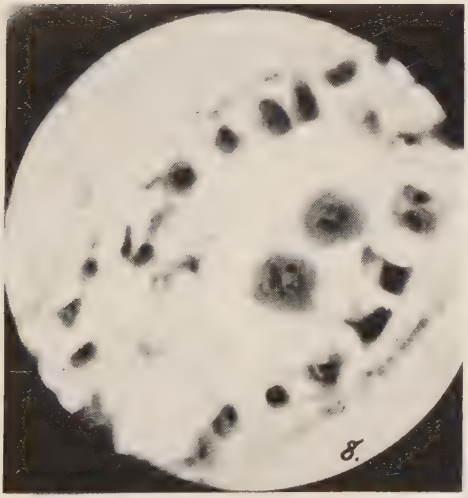
3. Rhazya orient.: Pollentetraden; Periplasmodium.
4. Apoc. cannab.: E.M.Z. Synapsis; Integument und Nuzellarhöcker deutlich sichtbar.





5. Apoc. androsaem.: Pollentetraden.
6. Apoc. venetum: Zweikerniger Embryosack.





7. Vinca major: Interkinese; Haploidzahl 8.
8. Rhazya orient.: Diakinese; Haploidzahl 8.

Literaturverzeichnis.

Billings, F. H.: Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung (Flora 88). 1901.

Dahlgren, K. V.: Die Embryologie der Loganiaceengattung Spigelia. Svenska bot. Tidskr. Bd. 16, 1922.

Engler-Diels: Syllabus der Pflanzenfamilien. Berlin 1936.

Evans, A. T.: Embryosac and embryo of Pentastemon secundiflorus. Bot. Gaz. Bd. 67, 1919.

Finn: Spermazellen bei Vinca minor und herbacea. Bericht d. Bot. Ges. 46, 1928 a.

Frye und Blodgett, E. B.: A contribution to the life history of Apocynum androsaemifolium. Bot. Gaz. 40, 1905.

Guignard, L.: Sur le developpement et la structure de l'ovule chez les Apocynacees et les Asclepiadacees. C. R. ac. Paris 165, 1917 a.

— L'ovule chez les Apocynacees et les Asclepiadacees. Mem. ac. se inst. France 2 ser 55, 1917 b.

Hegelmaier, F.: Über den Keimsack einiger Compositen und dessen Umhüllung. Bot. Ztg. 47, 1889.

Hofmeister, W.: Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. Jahrbuch f. wiss. Bot. I, 1858.

Jacobsson-Stiasny, E.: Versuch einer phylogenetischen Verwertung der Endosperm- und Haustorienbildung bei den Angiospermen. Sitz.-Ber. Akad. Wiss., Math.-nat. Kl., Wien 123, 1914.

Sargant, E.: The formation of the sexual nuclei in Lilium martagon. II. Spermatogenesis. Ann. of Bot. Bd. 11, 1897.

Schnarf, K.: Vergleichende Embryologie der Angiospermen. 1931.

— Embryologie der Angiospermen. In: Linsbauer, Handbuch Pflanz.-Anat., Abt. 2, Teil 2, Bd. 10, 2, 1929.

Schürhoff, P. N.: Die Haploidgeneration der Blütenpflanzen. 1924.

— Zytologie der Blütenpflanzen. 1926.

— Über die Entwicklung des Eiapparates der Angiospermen. Bericht d. Bot. Ges. Bd. 46.

Schumann, K.: Apocynaceae, Engler-Prantle Nat. Pflanzen-Fam., IV. Teil, 1. Abt. Leipzig 1897.

Strasburger, E.: Neuere Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. 1884 a.

Stolt, K. A. H.: Zur Embryologie der Gentianaceen und Menyanthaceen. Kgl. Svenska Vetensk. Akad. Handlinger 61, Nr. 14. 1921.

Sugiura, T.: A list of chromosome numbers by Angiosperm plants. Bot. Magazin, Tokio, Bd. 45. 1931.

Täckholm, G., und Söderberg, E.: Neue Beispiele der simultanen und sukzessiven Wandbildung in den Pollenmutterzellen. Svensk. bot. Tidskr. Bd. 12. 1918.

Wettstein, R.: Handbuch systematischer Botanik. 4. Auflage. 1935.

Woodson, Robert E.: Anals of the Missouri Botanic Garden 17. 1930.

Lebenslauf.

Am 17. Februar 1912 wurde ich, Horst Müller, als Sohn des Kaufmanns Woldemar Müller in Görlitz geboren. Ich bin arischer Abstammung und evangelischer Konfession. Von 1918 bis 1921 besuchte ich die Vorschule des Elisabeth-Gymnasiums in Breslau. 1921 kam ich auf das humanistische Gymnasium (Kreuzschule) in Dresden und bestand hier 1930 die Reifeprüfung. Von 1930 bis 1932 war ich als Praktikant in der Bahnhof-Apotheke, Dresden, tätig. Nach bestandenem Vorexamen ging ich sofort zum Studium an die Philipps-Universität zu Marburg an der Lahn und 1933 nach Braunschweig. Hier bestand ich Ostern 1934 mein Staatsexamen als Apotheker. Seitdem beschäftige ich mich mit botanischen und speziell zytologischen Studien im Botanischen Insitut, Berlin-Dahlem.

Meine akademischen Lehrer waren die Herren Professoren Brand, Claußen, Diels, Dießelhorst, Fries, Grüneisen, Horrmann, Jaretzky, Mannich, Noack, Nordhausen, Pilger, Schürhoff.

Ihnen allen möchte ich an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank aussprechen.